ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG:

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

III. BAND (VIII., IX., X. HEFT).

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Inhalts-Verzeichnis.

Der Versuch einer exakten vergleichenden Myologie der paarigen Extremitäten der Wirbeltiere, an der Hand embryologischen und vergleichend-anatomischen Materiales, war die ursprüngliche Absicht meiner Untersuchungen, und der von Dohrn gelieferte Nachweis, der metameren Entstehung der Gliedmassenmuskulatur der Haie und die erfolgte Bestätigung des gleichen Vorganges bei Reptilien, gaben hierzu das Leitmotiv.

Dass aber das vorliegende Resultat derselben sich so weit von dem erst gesteckten Ziele entfernt, ja den ursprünglichen Gedanken kaum mehr streift, bedarf meinerseits einer Entschuldigung.

In früherer Zeit, als man sich begnügte, Muskelhomologien nach ihrer Form, Lage und Funktion zu begründen, wurde man einer solchen Aufgabe leicht gerecht; als aber mit fortschreitender Wissenschaft die Erkenntnis sich Bahn brach, dass bei einer vergleichenden Myologie in gleicher Weise das Skelet, die Nerven und überhaupt der ganze Bau und die Entwickelung der Extremitäten Berücksichtigung finden müssen, da wurde der Versuch einer solchen Arbeit zu einem hoffnungslosen und ist es bis jetzt geblieben.

Von allen Seiten stellen sich die grössten Schwierigkeiten entgegen und der Versuch sie zu beseitigen, fördert wohl eine Reihe von neuen Thatsachen, vielleicht wichtigen Beobachtungen

zu Tage, vermag aber nicht durchzudringen zur Erreichung des eigentlichen Ziels.

Weder bei dem Muskel- noch Nervensystem, und am allerwenigsten bei dem Skelete, finden wir in Betreff der einfachsten, fundamentalen Fragen völlige Übereinstimmung und Klarheit.

Je mehr ich mich in das Studium der Litteratur vertiefte, um so verworrener wurden meine Anschauungen und erst die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen brachten wieder festeren Boden. Als ich mich dann selbst an die Untersuchung machte, blieb ich schon in den gröbsten Vorarbeiten stecken und vermag als Frucht derselben bloss vorliegenden kleinen Beitrag zur Ontogenie und Phylogenie der Wirbeltiereextremität zu bieten.

Das Ichthyopterygium.

Es ist allgemein bekannt, wie Gegenbaur (16) vor mehr als 20 Jahren, auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen des Gliedmassen-Skeletes der Wirbeltiere seine berühmte „Archipterygium-Theorie“ aufstellte und wie durch dieselbe mit einem Schlag die Gliedmassenphylogenie in den Brennpunkt des Interesses kam.

Nach dieser Theorie war:

1. das Gliedmassen-Skelet der Fische auf eine gemeinsame Grundform „das Archipterygium“ zurückzuführen, welche Gegenbaur zunächst in der uniserialen Form der Selachierflosse, später in der biserialen des Ceratodus erblickte;
2. war die Phylogenese des Gliedmassen-Skeletes dahin zu deuten, dass dasselbe für die beiden Extremitäten, als homologes Derivat eines Kiemenbogens und seiner Strahlen aufgefasst werden müsse und die Lage der

hinteren Extremität durch Wanderung eines Kiemenbogens in distaler Richtung zu erklären sei.

Von Gegenbaur selbst und seinen Schülern wurde diese Theorie weiter ausgebaut und in äusserst scharfsinniger Weise immer neue Beweise für die Richtigkeit derselben zu erbringen gesucht. Aber trotzdem musste dieselbe einer anderen, zunächst von Thacher (37) und Mivart (29) gleichfalls durch vergleichend anatomische Forschung begründeten Lehre der „gleichen Abkunft der paaren und unpaaren Flossen" weichen, für deren Richtigkeit bald auch die embryologischen Befunde Balfour's (3) an Selachiern sprachen und für welche endlich Dohrn (12) im Jahre 1884 durch den gelieferten Nachweis der metameren Ontogenese der Selachierflosse, endgültig den Kampf entschied.

Wurde jetzt auch allgemein die Ansicht herrschend, dass die Archipterygium-Theorie mit ihren beiden Hauptsätzen aufgegeben werden müsse, so blieben trotzdem eine Reihe von Fragen, die Gegenbaur in derselben aufgeworfen, lebensfähig und wurden teilweise direkt in die neue Lehre mit herübergenommen. Es zeigt dies, mit welch weitem Blick Gegenbaur an die Lösung dieses Problems geschritten war, und seine Theorie, wenn auch endlich unterlegen, hat doch unendlich viel geleistet indem sie zum Weiterarbeiten und zum Kampfe herausforderte und so der Wissenschaft zur richtigen Erkenntnis verhalf.

Da ich den Streit zwischen der Archipterygium-Theorie und der Thacher-Mivart-Balfour-Dohrn'schen Lehre für entschieden halte, werde ich auf denselben im weiterem nicht mehr zu sprechen kommen; wohl aber will ich jene Punkte der Gegenbaur'schen Lehre berücksichtigen, welche durch die Auffassung einer metameren Extremitätenanlage nicht entkräftet wurden, wohl aber eine neue Erklärung verlangten oder noch verlangen.

Selachier.

Seit Balfour's grosser Monographie (2) ist es bekannt, dass die Extremitäten bei Selachiern zunächst in Gestalt von schwachen, leistenförmigen Verdickungen des Epiblast sichtbar werden.

Solcher Leisten finden sich zwei auf jeder Seite des Rumpfes, eine vordere, unmittelbar hinter der letzten Visceralfalte, nach aussen von dem Vorderende des Segmentalganges und eine hintere vor der Kloake. Bei den meisten Fischen zeigen sie keinerlei Zusammenhang — bei manchen Elasmobranchier-Embryonen aber, ganz besonders bei Torpedo, hängen sie bei ihrer ersten Entstehung durch eine Linie von cylinderförmigen Epiblastzellen zusammen und dokumentieren sich so als Rudimente einer kontinuierlichen Leiste, gerade wie die unpaaren Flossen.

Diese Leiste, aus welcher die Extremitäten durch partielle Entwickelung hervorgehen, liegt in einer Ebene etwas ventral von der dorsalen Aorta und besteht zunächst bloss aus höheren ektoblastischen Cylinderzellen, so dass dieselbe nur auf Schnittserien, nicht aber äusserlich sichtbar ist.

Bald treten dann der vordere und hintere Abschnitt dieser kontinuierlichen Leiste als Brust- und Beckenflossenanlage dadurch deutlich hervor, dass die sie verbindende Ektoblastverdickung rasch verschwindet (rapidly disappears).

Die Brustflosse, in der Entwickelung der Beckenflosse stets voraus, wird nun äusserlich sichtbar, indem die Ektoblastverdickung sich zu einer vorspringenden Falte umwandelt und gleichzeitig dieselbe durch eine Zellansammlung des unterliegenden Mesoblast's etwas nach aussen vorgedrängt wird; welche Umwandlung, wenn auch zeitlich später, doch in gleicher Weise die Beckenflosse trifft.

Nach Balfour setzt also die Entwickelung der paarigen Ex-

tremitäten mit der Bildung der beschriebenen Ektoblastverdickung oder Leiste als primären Vorgang ein, welchem sekundär die Veränderung im Bereiche des angrenzenden Mesoblasts folgt, gleichzeitig mit der Umwandlung der ektodermalen Leiste zur Falte.

Während diese Beobachtung Balfours von vielen Seiten ihre Bestätigung erfuhr und der gleiche Vorgang auch bei anderen Fischen nachgewiesen wurde, machte sich in neuerer Zeit eine andere Ansicht geltend, welche im Gegensatz zu Balfour, nicht in der Veränderung des Ektoderms, sondern des „Mesoderms" den primären, die Extremitätenbildung einleitenden Vorgang erblickt.

Oellacher (30) sprach diesen Gedanken für Teleostier zum ersten Male aus, ohne denselben weiter auszuführen. Swirsky (36) machte später die Angabe, dass die ektoblastische Falte sich unabhängig von dem Mesoderm entwickle.

In einer Arbeit über den Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei Selachiern beschrieb Ziegler (44) die erste Anlage der Extremitätenleiste folgendermassen:

„Durch Proliferation am Somatopleur entsteht ein Streifen von Bildungsgewebe, welcher die Extremitätenleiste erzeugt. Diese entwickelt sich von vorn nach hinten; die Entstehung des Bildungsgewebes wird begleitet von einer Erhebung des Ektoderms. Man sieht eine dem Somatopleur aufliegende flache Zellenmasse, welche mit dem Somatopleur am oberen Ende der Leibeshöhle kontinuierlich zusammenhängt; der Vorgang der Entstehung dieses Bildungsgewebes hat teils mehr den Charakter der Proliferation, indem einzelne Zellen aus dem Epithel herausrücken, teils mehr das Aussehen einer Abspaltung, indem die Epithellamelle sich verdickt und die tieferen Zellen der Verdickung unter Abtrennung der oberen wieder zu einem einschichtigen Epithel sich zusammenschliessen.

Da in den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Urnie-

renkanälchen von deren vorderer und hinterer Wand und von dem oberen Rand der Seitenplatten aus reichliches Bildungsgewebe entstanden ist, so wird man sich nicht wundern, zu sehen, dass das Bildungsgewebe der Extremitätenleiste zwischen den Urnierenkanälchen kontinuierlich in das Bildungsgewebe des Sklerotoms übergeht."

Bei Torpedo, dessen Untersuchung der Beschreibung zu Grunde liegt, coincidiert folglich nach Ziegler die Veränderung im Bereiche des Mesoderms und Ektoderms im Beginne der Flossenbildung.

In neuester Zeit befasste sich Boyer (5) mit dieser Frage. Die Resultate seiner Untersuchungen von Teleostierembryonen (spec. Fundulus) gipfeln in folgenden Sätzen:

1. that the first step is a differentiation in the somatopleure caused by cell proliferation in the region of the nephrostome;
2. that this process leads to the formation of the pectoral plate;
3) that a connection is formed between each of the four most anterior myotomes and the pectoral plate, and that elements from the peripheral layer of these myotomes are contributed to the pectoral plate.

In Betreff der Entstehung der ektodermalen Falte fand Boyer, dass dieselbe später als die Bildung seiner „Pektoralplatte" und unabhängig von derselben, zunächst in einer blossen Zellverdichtung auftritt, welche niemals einen Zusammenhang mit jener der Beckenflosse zeigt. Die eigentliche Faltenbildung tritt erst mit dem fünften Tage auf, zeigt eine zur Achse des Embryo geneigte Lage und erstreckt sich bloss über den Bereich der Pektoralplatte.

Boyer leugnet jeden ursächlichen Zusammenhang zwischen Ektodermfalte und der mesodermalen Brustplatte, weil die erstere

bereits gebildet ist, wenn von der letzteren die Zellauswanderung beginnt.

Weiter fährt der Autor fort: „Nor can it be said that there is at any time in Fundulus any trace of a continuous longitudinal modification of the ectoderm along the side of the embryo, such as has been observed by Balfour in Elasmobranchs, and maintained bei Ryder for the Cod, Stickleback, Shad etc. J am convinced from my own observations upon Shark embryos, that in the latter, as in Fundulus, the earliest step in the development of the pectoral fin is not a modification of the ectoderm, as supposed by Balfour and accepted by Dohrn, but that the beginning must be referred to the proliferation of the mesoderm in the somatopleure, as I have already pointed out for Fundulus.“ —

Meine eigenen Untersuchungen machte ich an einer grossen Serienreihe tadellos konservierter Embryonen von Torpedo occelata und Pristiurus melanostomus, welche mir Herr Professor Dr. Rückert in liberalster Weise zum Studium überliess, wofür ich meinen herzlichsten Dank an dieser Stelle ausspreche; desgleichen Herrn Geheimrat Dohrn, welcher mir gelegentlich eines Aufenthaltes in Neapel ein reiches Embryonenmaterial von Mustelus vulgaris zum Geschenke machte.

Eine so genaue Beschreibung des ersten Beginnes der Extremitätenbildung, wie sie Boyers für Fundulus gegeben, vermag ich für die von mir untersuchten Selachier nicht zu liefern, es fehlen mir hierzu die nötigen jüngsten Stadien; auch hätte mich ein so genaues Eingehen auf diese Verhältnisse zu weit von meiner eigentlichen Aufgabe entfernt. So viel vermag ich jedoch zu sagen, dass bei Torpedo sowohl, als bei Pristiurus und Mustelus thatsächlich die Bildung der ektodermalen Leiste und ihre folgende Umwandlung zur Falte nicht der Zellansammlung im Bereiche der Somatopleura (der Pektoralplatte Boyers),

vorausgeht. Bei meinem jüngsten Pristiurusembryo von ungefähr 65 Urwirbeln, war schon eine starke Verdickung der Somatopleura im Brustflossenbezirke zu sehen, während das Ektoderm noch nicht die geringste Erhöhung erkennen liess. — Andrerseits glaube ich jedoch, dass es sich kaum bei Selachiern um eine so grosse zeitliche Entwickelungsdifferenz handeln kann, wie Boyer sie für Fundulus angiebt.

In Bezug der Genese der Verdickung im Bereiche der Somatopleura, schliesse ich mich der gegebenen Darstellung Ziegler's an, nur mit dem Bemerken, dass dieselbe längere Zeit als scharf begrenzte Vorwölbung des parietalen Peritoneums erscheint, welche, wie Fig. 1 (*vsp*) zeigt, aus eng aneinander gedrängten Zellen besteht und erst in einem älteren Stadium, bei dem die Bildung der ektoblastischen Falte beginnt, sich in eine lose Zellenmasse auflöst, von welcher Ziegler den Zusammenhang mit dem Bildungsgewebe der Sklerotome erwähnt.

Brustflosse.

Bei Torpedo erstreckt sich die erste Anlage der Brustflosse in eben erwähnter Weise über die ersten 26 Rumpfsomiten und zwar geht die Entwickelung in proximo-distaler Richtung vor sich, so dass wir keine gleichförmige Bildung vor uns haben, sondern das Wachstum proximal stets am weitesten vorgeschritten ist. Unmittelbar im Anschluss an die Brustflosse erfolgt im Bereiche der folgenden 12 Somiten, also des 27. bis 38. die Bildung der Beckenflosse, so dass in einem gewissen Entwickelungsstadium eine Trennung beider nicht zu erkennen ist und wir von einer kontinuierlichen Brust-Beckenflossenanlage sprechen könnten.

Mit weiterer Entwickelung bildet sich allmählich die ektoblastische Leiste zu einer epithelialen Falte um und wird durch das sich ansammelnde mesoblastische Zellmaterial aus dem Niveaux der übrigen Rumpfwand, äusserlich sichtbar, abgedrängt.

Die Brustflosse hat nunmehr die Form eines in dorso-ventraler Richtung abgeplatteten Kugelsegmentes, das mit seiner Schnittfläche als Basis, der seitlichen Rumpfwand aufsitzt. Distal führt der gleiche Vorgang zur ersten äusserlich wahrnehmbaren Anlage der Beckenflosse und zugleich tritt zwischen 27 und 28 Rumpfsegment jene Einschnürung auf, welche die Brust- und Beckenflosse von einander abgrenzt; beide bleiben aber noch kurze Zeit durch eine epitheliale Leiste mit einander in Zusammenhang.

Auffallend ist es, dass in diesem Stadium die Brustflossenanlage, oder sagen wir die proximale Seitenleiste, nicht mehr über sämtliche 26 Somiten sich erstreckt, sondern erst mit dem 2. Somiten ihren Anfang nimmt. Es hat folglich schon in diesem frühen Stadium eine relative Einengung ihrer Basis gegenüber dem Rumpfe stattgefunden.

Gehen wir zur Orientierung der topographischen Lage der Seitenleiste zur Rumpfwand eine Querschnittserie durch, so finden wir den Abgang der dorsalen Wand der Seitenleiste konstant in der Höhe der primitiven Aorta, den der ventralen Wand in halber Höhe der Leibeshöhle, desgleichen die Aussenkante, welche nur in dem vordersten Abschnitt etwas weiter dorsal heraufrückt. Die distale Seitenleiste zeigt, entsprechend ihrer unmittelbar sich an die proximale anschliessenden Bildung kaum ein Abweichen in ihrer Lage zum Rumpfe.

Bei Pristiurus und Mustelus geht die Bildung der Brust- und Beckenflosse in derselben Weise vor sich, doch sind proximale und distale Seitenleiste auseinandergerückt und nichts deutet mehr auf einen ursprünglichen Zusammenhang hin. Wohl glaubte ich eine Verdickung der Somatopleura auch über den Brustflossenbereich hinaus noch zu erkennen, aber keinesfalls kann in dieser Beziehung von einer Kontinuität beider gesprochen werden, und ebensowenig ist eine über den ganzen Rumpf sich erstreckende ektoblastische Leiste vorhanden. — Entsprechend des proximo-distalen Wachstums, tritt die Anlage

der Brustflosse weit früher in Erscheinung als die der Beckenflosse und ist in der Entwickelung stets voraus. Bei einem Pristiurusembryo, an welchem noch keine Spur einer distalen Seitenleiste zu sehen war, erstreckte sich die proximale über die 12 vordersten Rumpfsomiten und bei einem etwas älteren Embryo die erste Anlage der Beckenflosse über die distalen 10. Ferner fand ich den Beginn der ektoblastischen Faltenbildung bei einem Embryo von circa 70 Urwirbeln und gleichzeitig hiermit die stärkere Vorbuchtung der proximalen Seitenleiste nach aussen. Die erste Bildung der ektoblastischen Falte findet sich stets an dem proximalen Ende des Extremitäten-Wulstes und von hier aus läuft dieselbe zunächst allmählich, später steil abfallend, in die ektodermale Leiste aus.

Die Lage der Seitenleisten-Basis zur proximalen Rumpfwand ist bei den untersuchten Squaliden stärker disto-ventral geneigt. Während bei Torpedo die Brustflossenanlage in ihrem ganzen Verlauf kaum eine Änderung ihrer Lage zeigt, finden wir hier den Beginn derselben etwas unterhalb der Horizontalebene durch die Urniere, während ihr distales Ende beinahe den ventralsten Punkt der Embryonalanlage bildet und die ventrale Begrenzungswand derselben unmittelbar in die ventrale Bauchwand sich fortsetzt.

Hierin ist ein Hauptunterschied gegenüber Torpedo gegeben. Bei diesem liegt, wie erwähnt, die Basis der proximalen wie distalen Seitenleiste in einer horizontalen; bei den Squaliden hingegen, trifft eine Linie, gezogen in der Verlängerung der Achse der proximalen Seitenleiste nicht wie bei Torpedo die distale, sondern schneidet sich mit der der anderen Seite vor derselben in der ventralen Mittellinie.

Die Lage der distalen weicht wie bei Torpedo kaum aus der horizontalen ab.

Mit dem ersten Auftreten der ektoblastischen Seitenfalte beginnt an den Urwirbeln jener Prozess sich einzuleiten, welcher

im weiteren Verlauf der Ontogenese zur Bildung der Extremitäten-Muskulatur führt.

Die ersten Angaben hierüber stammen wiederum von Balfour und lauten: „Between stages K. and L. the muscleplates grow downwards as far as the limbs and then turn outwards and grow into them. Small portions of several muscle-plates come in this way to be situated in the limbs and are very soon segmented off from the remainder of the muscle-plates. The portions of muscle-plates thus introduced into the limbs soon lose their original distinctness, and can no longer be recogniced in stage L. There can however be but little doubt that they supply the tissue for the muscles of the limbs.“

Die genaue Kenntnis dieses Vorganges bei Selachiern verdanken wir jedoch Dohrn (12). In seiner VI. Studie zur Urgeschichte des Wirbeltier-Körpers schildert er denselben folgendermassen: „Zur Zeit, da alle Kiemenspalten schon durchgebrochen sind und die ersten Anfänge der knorpeligen Kiemenbogen sich zeigen, erkennt man, wie die Rumpfmyotome, welche in nächster Nähe der Brustflosse gelegen sind, kleine Fortsätze bilden, welche wie Säckchen dem Körper des Myotoms auf seiner ventralen Seite ansitzen. Jedes Myotom produziert zwei solcher Säckchen oder Knospen, ein vorderes und ein hinteres. Während die Lagerung der unteren Partieen der Myotome aber schräg d. h. von hinten nach vorn gerichtet ist, bleiben die Knospen vielmehr gerade nach unten, vor allem aber nach aussen gerichtet. Die Knospen, welche anfänglich eine kugelige Gestalt haben, verlängern sich allmählich und schnüren sich von den zugehörigen Myotomen ab.“ — Nach einer kurzen Bemerkung über die Schwierigkeit, die Zahl der sich an der Bildung der Brustflossenmuskulatur sich beteiligenden Myotome zu bestimmen, sowie über die Schwierigkeit der Untersuchung im allgemeinen, heisst es weiter: „Indessen gelingt es doch, zu beobachten, dass die Muskelknospen, nachdem sie sich von den Myotomen abgeschnürt

haben, sich wiederum verlängern, dann teilen und auf diese Weise je eine dorsale und ventrale sekundäre Knospe bilden. Es bilden sich mithin aus jedem Myotom vier getrennte Muskelmassen, die erstere durch Trennung in transversaler, die zweite in horizontaler Richtung. Das sind die Elemente, durch deren Auswachsen die ganze Extremitätenmuskulatur zustande kommt."

Dohrn's Material zur Feststellung dieser Verhältnisse bestand aus Embryonen von Pristiurus und Scyllium canicula.

Ich habe diesen Passus fast wortgetreu deshalb wiedergegeben, weil ich mich im folgenden auf denselben, als der einzigen Beschreibung dieses Vorganges, häufig beziehen werde und dadurch störende Wiederholung zu vermeiden hoffe.

Auf dem V. Anatomen-Kongress in München 1891 gab Rabl in einem Vortrag „zur Entwickelung der Rippen und Extremitäten der Wirbeltiere", eine Bestätigung der Dohrnschen Befunde an Selachiern und erweiterte dieselben, so viel mir erinnerlich, durch die Angabe, dass es mit Sicherheit gelänge, die Zahl der sich an der Bildung der Extremitätenmuskulatur beteiligenden Myotome aus der Zahl der in der Flosse sich anlegenden Strahlen zu bestimmen, indem dieselbe gleich der halben Summe derselben sei.

Wie bei dem früheren Kapitel will ich auch hier zunächst die durch die Untersuchung von Torpedoembryonen gewonnenen Resultate voranstellen.

Leider vermag ich für Torpedo eine völlig genaue Zeitangabe für den Beginn des Knospungsprozesses an den Myotomen nicht zu geben, da mir das betreffende Stadium fehlt. Wohl aber lässt sich aus dem genauen Vergleiche zweier möglichst nahe liegender Stadien die Schnelligkeit ermitteln, mit welcher dieser Vorgang kontinuierlich in proximo-distaler Richtung über alle Rumpfsomiten fortschreitet. Den gewonnenen Wert auf mein jüngstes Stadium, einen Embryo von 11 mm Länge, bei welchem

sich bereits 12 Somiten in Aktion zeigen, als Reduktionsfaktor angewandt, ergiebt mit annähernder Genauigkeit das Alter von 80—85 Urwirbeln für den Beginn der Knospenbildung.

Wie die Anlage der Seitenleiste geht auch der Knospenvorgang und überhaupt die ganze Bildung der Extremität in proximo-distaler Richtung vor sich. Diesem Umstand verdankt die Untersuchung eine wesentliche Erleichterung, indem eine einzige Serie eine fortlaufende Reihe von Entwickelungsstadien zur Beobachtung bringt und so genügen, namentlich bei Torpedo, wo sich die grosse Zahl von 26 Rumpfmyotomen an der Bildung der Brustflossen-Muskulatur beteiligt, schon wenige Stadien um einen vollkommenen Einblick in den ersten Muskelbildungsvorgang zu gewinnen.

Die Myotome reichen in diesem Stadium ventral bis in die Ebene der Urniere herab und besteht die Wandung derselben aus dicht gefügten hohen Cylinderzellen, welche eine deutliche Somitenhöhle umschliessen. Die Lagerung derselben zu einander und zu den beiden Hauptebenen des Rumpfes ist eine solche, dass dieselben eine Neigung ihrer Längsachse zur horizontalen mit nach vorn offenem spitzem Winkel aufweisen, sich daher dachziegelförmig decken (wie Dohrn dies für Pristiurus angegeben) und ausserdem jedes Myotom in seinem ventralen Abschnitte geringgradig von der Sagittalebene abweicht, mit welcher die Längsachse derselben parallel verläuft.

Was das Dimensionenverhältnis eines Myotoms in diesem Stadium betrifft, so verhält sich der Längs-, Horizontal- und Querdurchmesser circa wie 12 : 3 : 1, und hieraus ergiebt sich die Form desselben als länglicher etwas abgeplatteter Zellschlauch.

Bei der folgenden Beschreibung des Knospungsvorganges gehen wir am besten von einer Horizontalschnittsserie dieses Stadiums aus, welche die hierbei in Betracht kommenden Verhältnisse mit überzeugender Klarheit vor Augen führt. Auf

Abbildung 2a, einem Schnitt durch die ventralen Enden der proximalen Rumpfsomiten, sehen wir von drei Urwirbeln nach aussen gegen die Seitenleiste (*sl*) zu, je zwei Zellsprossen (*prkn*) eine proximale und eine distale, ausgehen. Dieselben zeigen den gleichen Bau ihrer Wandung wie der ventrale Urwirbelabschnitt (*s*), nur gelingt es auch bei verschiedener Vergrösserung nicht, ein Lumen im Innern derselben nachzuweisen; es finden sich hier regellos gelagerte Zellen, so dass wir von einer soliden Anlage, nicht von einer Ausstülpung, sprechen dürfen. Von dem vorhergehenden Urwirbel ist nur mehr die distale Knospe im dorsalen Anschnitt getroffen, während der vorderste gerade oberhalb der Knospenabgangsstelle durchschnitten ist und bereits die, dorsal deutlich werdende, Somitenhöhle (*sh*) erkennen lässt.

Lateral von den Knospen liegt das mesoblastische Zellmaterial der Seitenleiste, welches nach aussen von dem Ektoblast (*ec*) begrenzt wird. Die auffallende Breite desselben auf diesem Horizontalschnitt ist dadurch bedingt, dass gerade die dorsale Wand der ektodermalen Falte getroffen ist (*sf*). Verfolgen wir die Serie in dorso-ventraler Richtung durch, so ergiebt sich, dass diese Knospen nicht in rein lateraler, sondern ventro-lateraler Richtung auswachsen, aus dem Umstand, dass auf den zwei folgenden Schnitten die Verbindung mit den Somiten und diese selbst nicht mehr zu sehen sind, sondern die Knospen weiter lateral, frei in dem Mesoblast der Seitenleiste liegen und sich als solide Zellringe repräsentieren, wie dies die Abbildung 2b zeigt. Ich muss hier bemerken, dass diese Serie deswegen besonders günstig war, weil die Schnittrichtung nicht rein horizontal ging, sondern nach der einen Körperhälfte etwas geneigt war, entsprechend der Wachstumsrichtung der Muskelknospen. Dadurch wurde erreicht, dass auf der einen Körperhälfte die Längsachse, auf der anderen die Querachse der Muskelknospen und ventralen Somitenenden in die Schnittrichtung fiel. Diese Serie zeigte 10 Somiten im Knospungsprozess begriffen und

darf ich hier schon die Aufmerksamkeit auf einen Punkt lenken, dass nämlich die vordersten Knospen gleich bei dem ersten Hervorsprossen fast ventrale, aber zugleich distale Richtung einschlagen, wegen der hier beginnenden und noch sehr niedrigen Seitenleiste. Dasselbe trifft später auch die letzten Knospen der Brustflossenanlage bei ihrer ersten Entstehung, welche dann selbstverständlich ihre Verlaufsrichtung nach vorn, aussen und unten nehmen müssen. Auf die eigentliche Ursache dieser konvergenten Wachstumsrichtung der Muskelknospen komme ich erst in einem späteren Kapitel zu sprechen.

Um eine richtige Vorstellung von der Lage der Knospen zu der Seitenleiste zu gewinnen, müssen wir einen Querschnitt durch eine solche betrachten. In Fig. 3 ist ein solcher durch die proximale des neunten Urwirbels gegeben. Wir sehen dieselbe (*prkn*) in dem Raum zwischen Ektoblast (*ec*) und parietalem Peritoneum (*sp*), dicht an beide angrenzend, liegen. Dieselbe, von dem doppelten Querdurchmesser des ventralen Urwirbelabschnittes (*s*), hat Kreisform und zeigt zahlreiche im Anschnitt getroffene (hier heller gehaltene) Zellkerne. Von dem sie umgebenden Mesoblast hebt sich die Knospe durch auffallend stärkere Färbung der Zellkerne ab, was auf dem Schnitt unter dem Mikroskop viel mehr in die Augen springt, als dies in der Abbildung zum Ausdruck gebracht werden konnte. Mit dem dorsalwärts voll getroffenen Somiten steht dieselbe nur andeutungsweise durch wenige Zellen im Zusammenhang. Bei Durchverfolgung der Serie erscheint jedoch schon auf dem nächsten Schnitt das ventrale Ende des Urwirbels vollgetroffen und setzt sich direkt in die, jetzt nur mehr in ihrem oberen Abschnitte sichtbare Muskelknospe fort. Es reicht der Urwirbel folglich bis in die Ebene der Urniere herab.

Rekonstruiert man aus dem horizontalen Längs- und Querschnittsbild die Knospe, so hat dieselbe die Form einer in pro-

ximo-distaler Richtung zu einer flachen Scheibe komprimierten Kugel.

Genau dasselbe Bild wiederholt auf dem Querschnitt die distale Knospe eines jeden Urwirbels. Die Entfernung zwischen den beiden Knospen ist ungefähr gleich dem Querdurchmesser der Knospe selbst und um die gleiche Distanz ist dann wiederum die distale Knospe von der proximalen des nächstfolgenden Somiten entfernt.

In ähnlicher Weise geht die erste Bildung der Muskelknospen bei Pristiurus, Scyllium und Mustelus vor sich, nur die Zahl der sich an der Extremitätenanlage beteiligenden Somiten ist verschieden. Immer beginnt der Vorgang an dem ersten Rumpfurwirbel und schreitet von hier aus distalwärts fort. Bei Torpedo fallen, wie erwähnt die 26, bei Pristiurus die 11 und bei Mustelus die 10 proximalen Myotome in den Bereich der Brustflossenanlage und liefern dementsprechend die Muskulatur für dieselbe.

Bei Torpedo, wo sämtliche Urwirbel an der Extremitätenbildung teilnehmen, war es leicht, die Grenze zwischen Brust- und Beckenflossenanlage, und damit die Zahl der ihnen zufallenden Somiten und Knospen zu bestimmen; um so leichter noch dazu, weil die Spinalnerven schon in den ersten Stadien der Knospenbildung deutlich sichtbar und in dieselben zu verfolgen sind. Nicht so bei den Squaliden, bei welchen eine gewisse, zwischen den beiden paarigen Flossenanlagen gelegene Summe von Urwirbeln von der Bildung der Flossenmuskulatur ausgeschaltet wird, welche aber dennoch jene von Dohrn geschilderten Abortiv-Knospen produzieren. Dass es in diesen frühen Stadien dann ausserordentlich schwierig ist, die Grenze zwischen definitiven und Abortiv-Knospen zu finden, ist einleuchtend, besonders da die Spinalnerven hier noch keinen sicheren Anhaltspunkt geben. Ich kam auch, trotz wiederholter Zähl-Versuche,

in meiner vorläufigen Mitteilung zur Angabe einer zu hoch gegriffenen Zahl, worauf mich Herr Prof. Rabl, gelegentlich des Anatomen-Kongresses in Wien aufmerksam machte. Zurückgekehrt, zog ich ältere Stadien und eine mir nun zu Gebote stehende Horizontalschnittserie zu Hilfe und diese lehrten mich in der That meinen Irrtum. Es beteiligen sich bei Pristiurus, wie ich jetzt annehme, nicht die 12, sondern bloss die 11 proximalen Rumpfsomiten an der Bildung der Brustflossenmuskulatur.

Ein weiterer Unterschied ist in der Grösse der Knospen gegeben, indem diejenigen von Torpedo sowohl in der Quer- wie Sagittalebene gemessen die der übrigen weit übertreffen, während in der Horizontalebene bei allen das gleiche Mass sich findet. Fig. 4 stellt einen Querschnitt durch die erste Muskelknospenanlage des sechsten Rumpfmyotoms eines Pristiurusembryo dar. Ich mache bei Betrachtung desselben bloss auf den Grössenunterschied gegenüber einer Knospe von Torpedo und darauf aufmerksam, dass sich hier, wie auch bei Scyllium und Mustelus die Somitenhöhle in die Knospen hinein fortsetzt.

Der weitere Entwickelungsgang ist bei den einzelnen untersuchten Species ein etwas verschiedener, führt aber bei allen zu dem gleichen Endresultat.

Die Verfolgung des nunmehr beginnenden Abschnürungsvorganges ist bei Torpedo ausserordentlich schwierig und erst das Studium von horizontalen Längsschnitten bezogen auf die Befunde aus Quer- und Sagittalschnittserien ergaben endlich einen befriedigenden Einblick hierüber. Zur Zeit der ersten Knospenbildung reichen, wie gesagt, die Urwirbel bis in Urnierenhöhe oder bis an die Abgangslinie der dorsalen Seitenleistenwand herab. Während nun die Knospen sich ventro-lateral vergrössern und weiter in die Seitenleiste hineinwachsen, kommen dieselben allmählich nach aussen von den ventralen Somiten-

enden zu liegen, bleiben aber durch einen Zellstrang mit den letzteren vorläufig im Zusammenhang. Bald beginnt sich nun die Knospe, die wir als seitlich abgeplattete Kugel beschrieben an ihrer vorderen Wand dorso-ventral auszuhöhlen; jedoch bleibt die Höhlung zugleich etwas median gerichtet. Gleichzeitig dringt der Urwirbel ventralwärts weiter vor, und muss, bei dem bestehenden Zusammenhang, die Knospe an ihrem Stiel, um eine horizontale Achse, nach abwärts drehen, so dass die Knospenhöhlung endlich nach vorn und medianwärts sieht und der Verbindungsstrang derselben mit dem Somiten nicht mehr in dorsoventraler, sondern lateraler Richtung verläuft. Auf Taf. I dient Fig. 5 und 6 zur Illustration des eben Gesagten. Es sind zwei Querschnitte durch eine proximale Knospe, der erste durch die vordere, der zweite durch die hintere Wand derselben.

Unter allmählicher Grössenzunahme rücken die Knospen lateral vor und liegen endlich mitten in der Seitenleiste und der dorsalen Wand derselben dicht an. Der Verbindungsstrang mit dem Urwirbel wird hiebei immer länger und schmäler und endlich nur mehr durch eine einzige Zellreihe repräsentiert. Bald beginnt nun die Höhlung der Knospe sich in horizontaler Richtung weiter auszudehnen und kerbt dadurch sowohl die proximale wie distale Wand derselben ein. Durch weitere Vertiefung dieser Trennung, welche schliesslich auch den Boden der Höhlung erfasst, Fig. 7, ist der Beginn der nun folgenden Teilung der P r i m ä r k n o s p e in die b e i d e n s e k u n d ä r e n gegeben. Nach Vollendung derselben, indem die Spaltung in der horizontalen endlich die ganze Knospe durchsetzt, der Verbindungsstrang an verschiedenen Stellen einreisst und bald verschwindet, liegen die beiden sekundären Muskelknospen dicht übereinander und die dorsale bereits in ihrer definitiven Lage. Die ventrale senkt sich in dem Mesoblast der Seitenleiste nach abwärts und nimmt gegenüber der dorsalen ihre Lage an der ventralen Begrenzungswand.

Alle Abbildungen und die Beschreibung dieses Vorganges wurden von proximalen Knospen gegeben. Bei Betrachtung der distalen ergiebt sich eine kleine Differenz. Wir vermissen hier stets die Aushöhlung derselben und die Knospen verharren in ihrer ursprünglichen Form einer abgeplatteten Kugel bis zu der beginnenden horizontalen Einschnürung, welche die Trennung in die beiden sekundären bewirkt.

In Bezug der Seitenleiste muss hier noch eines Umstandes Rechnung getragen werden. Es dehnt sich nämlich dieselbe während des ganzen Knospungsprozesses allmählich in dorsaler Richtung aus und wird so ein früher ausserhalb der Seitenleiste liegender Teil des Rumpfes nachträglich in dieselbe einbezogen. Dies ist mit Ursache der allmählich immer weiter lateralen Lage der Knospen in der Seitenleiste.

Einfacher für das Verständnis spielt sich der Vorgang bei den untersuchten Squaliden ab. Unmittelbar nach dem Hervorsprossen der Knospen aus der ventralen Urwirbelwand schnüren sich dieselben von ihrem Mutterboden ab und liegen nun ventro-lateral von dem Somiten, zwischen diesem und der Abgangsstelle der dorsalen Seitenleistenwand, Fig. 8. Dieselben haben die Form einer, in proximo-distaler Richtung etwas abgeplatteten Hohlkugel und auf dem Querschnitt erscheint jede (*pr kn*) als epithelialer Zellring von 10—12 Cylinderzellen, welche bei radiärer Anordnung, ein deutliches Lumen umgrenzen. Während der Urwirbel in seinem ventralen Wachstum fortschreitet, rückt die Knospe weiter lateral vor, bis sie an der Abgangsstelle der dorsalen Seitenleistenwand angekommen, sich dicht an die Innenseite derselben anlegt. Während dieser Lageveränderung nimmt die Knospe an Zellenzahl zu, verliert ihr Lumen und ändert allmählich ihre Form, indem sie ventralwärts in einen Zapfen auswächst, der gegen die Übergangsstelle der ventralen Wand der Seitenleiste in die ventrale Rumpfwand sieht.

Bald vergrössert und verbreitert sich diese Spitze in der angegebenen Richtung und schwillt an ihrem Ende kolbig an, so dass nunmehr die Knospe Hantelform annimmt, wie sie in Fig. 9 von Mustelus abgebildet ist (*prkn*). Während der folgenden Grössenzunahme der beiden Knospenenden wird das Mittelstück verschmälert und vollendet durch sein Einreissen den Teilungsvorgang der Primärknospe in die beiden sekundären, welche dann sich bereits in ihrer definitiven Lage in der Seitenleiste befinden.

Bei Mustelus erinnert ein Befund an den bei Torpedo geschilderten Vorgang, indem hier die Knospen auch noch längere Zeit bis zum Beginn der Teilung mit dem Somiten zusammenhängen.

Vergleichen wir die Grösse der Primärknospen der untersuchten Selachier, so übertrifft bei Torpedo der sagittale Durchmesser drei bis viermal, der Querdurchmesser dreimal, die gleichen bei Pristiurus und Mustelus, während der horizontale fast keine Differenz aufweist.

Auch die relative Grösse der Knospen zu den Dimensionen der Seitenleiste ist bei Torpedo weitaus die bedeutendste. Es ist dieser Unterschied auf die Zellenzahl zurückzuführen, da die Elemente, soweit ich es zu konstatieren vermochte, bei allen untersuchten Species die gleiche Grösse hatten.

In ihrer bleibenden Lage an den beiden Wänden der Seitenleiste angekommen, wachsen nunmehr die Knospen lateralwärts, längs des Ektoblasts sich vorschiebend, zu langen soliden Zellzapfen aus, welche, entsprechend der Form der Seitenleiste gegen ihr laterales Ende konvergieren. Die Knospen bestehen zunächst noch eine Zeit lang aus demselben embryonalen Zellmaterial. An der Knospenbasis jedoch beginnt, mit dem ersten Sichtbarwerden des Skeletes, die Umwandlung in Muskelsubstanz und gleichzeitig hiermit ein mediales Wachstum der Knos-

pen, auf das ich später noch zu sprechen komme. Das laterale Ende der Knospen zeigt noch lange den embryonalen Charakter seiner Wandung in der epithelialen Anordnung seiner Elemente. In Fig. 10 sind diese Veränderungen leicht zu erkennen und eine weitere Erklärung überflüssig.

Jedes Myotom, das in den Bereich der Extremitätenanlage fällt, liefert hiermit vier Knospen, welche sich in ebenso viele Muskelbündel umwandeln. Wir finden folglich bei Torpedo die erste Anlage der Streck- und Beugemuskulatur bestehend aus je 52 nebeneinander liegenden Muskelbündeln, die von Pristiurus aus je 22 und jene von Mustelus aus je 20. Vergegenwärtigen wir uns die Brustflossenanlage von Torpedo in diesem Stadium, so hat dieselbe noch die für die Seitenleiste charakteristische Form eines Kugelsegmentes, dessen Scheitelhöhe aber gegen jüngere Stadien bedeutend zugenommen hat. In derselben liegen die 52 dorsalen und ventralen Muskelknospen, welche schon zu längeren soliden Zellzapfen ausgewachsen sind, aber kaum merklich von der Basis gegen den äusseren Flossenrand divergieren. Ihre Verlaufsrichtung und gegenseitige Lage ist aus Fig. 11 Taf. III/IV für die dorsalen ersichtlich und für die ventralen ebenfalls gültig.

Über das Verhalten der Spinalnerven schreibt Dohrn: „Ebenso viele Spinalnerven begeben sich in die Flosse, als Myotome an der Herstellung der Flossenmuskulatur beteiligt sind. Aus der Richtung der Nervenstämme kann man aber erkennen, dass die Flosse ein konzentriertes Gebilde ist, denn während die vordersten Spinalnerven sich schräg von vorn nach hinten wenden, um in die Flosse zu geraten, sind die hintersten äusserst schräg in umgekehrter Richtung gelagert, um gleichfalls mit den ihnen zugehörigen Muskelknospen in Kontakt zu bleiben. Die Nerven durchbrechen zur Zeit, da die Muskelknospen sich abschnüren, die zugehörigen Myotome etwas oberhalb dieser Abschnürungsstelle und folgen den Entwickelungen der letzteren.“

Diese Darstellung ist, bis auf einen Punkt, vollkommen zutreffend, aber leider ohne Zeitangabe gemacht, für welches Entwickelungsstadium dieselbe gelten soll; denn bei der ersten Entstehung der Flosse sind die Verhältnisse doch wesentlich andere.

Auch in Hinsicht der Nerven ist Torpedo wiederum das günstigste Objekt, einerseits wegen der auffallenden Stärke derselben, welche sie schon in frühesten Stadien bis an ihr peripherstes Ende erkennen lassen, andrerseits wegen der grossen Zahl, die bei der Brustflosse in Betracht kommt. Dieselben nehmen, nach ihrem Austritt aus dem Spinalganglion, ihren Verlauf längs der medialen Urwirbelwand, nahe ihrem vorderen Rand. Zunächst in einiger Distanz von derselben nach abwärts ziehend, legen sie sich dem ventralen Ende derselben dicht an und treten so, bei dem ersten Sichtbarwerden der Knospen dorsomedial in dieselben ein, Fig. 3 (*n*); und zwar immer in die proximale, als die ihnen zunächstliegende. Einen abgehenden horizontalen Ast zur distalen Knospe jedes Somiten konnte ich trotz eifrigster Bemühung in diesem Stadium nicht auffinden. Im weiteren Entwickelungsverlauf bleiben die Nerven im Zusammenhang mit den Knospen, welche ja noch lange als Abschnitte der Urwirbel erscheinen, durch den sie verbindenden Zellstrang. Beginnen die Knospen sich von den Somiten zu entfernen, so ändert sich auch der Verlauf der Spinalnerven. Auf Abbildung 5 verläuft derselbe (*n*) ventro-lateral zur Knospe (*prkn*) und nimmt seine Lage in der Höhlung derselben, wo er sich verbreiternd ausstrahlt. Es hat nun den Anschein, als ob er auf seinem Weg von der medialen Seite des Urwirbels zur Aussenseite desselben und zur Knospe, den Somiten selbst durchbräche, wie Dohrn dies auch für Pristiurus angiebt. Es ist dies aber bei keinem der untersuchten Selachier der Fall; wie ein Durchverfolgen der Serie für Torpedo sofort ergiebt, wird dieses Verhalten bloss durch die früher erwähnte schiefe Lage der Myotome auf Querschnitten vorgetäuscht. Es fällt dadurch bei voll

getroffener proximaler Knospe und ventralem Urwirbelabschnitt zugleich ein dorsal davon gelegener Teil desselben Myotoms in den Schnitt. Die Nerven liegen in der Mitte der stärker distal geneigten ventralen Urwirbelabschnitte in einer Konkavität ihrer proximalen Wandung. Dadurch kommt es, dass auf manchen Schnitten der Urwirbel sogar in drei getrennten Stücken erscheint; dem dorsalen Hauptabschnitt folgen zwei kürzere ventralwärts. Zwischen dem letzteren und mittleren liegt der Nerv und beim durchsehen der Serie verbinden sich diese beiden auf weiter distal gelegenen Schnitten, entsprechend einer Einbuchtung der Somitenwand nach hinten; entgegengesetzt finden wir die Vereinigung des mittleren und dorsalen Abschnittes weiter proximal und dieselbe entspricht jener Stelle, wo die Somiten in ihren ventralen Abschnitten sich stärker distalwärts neigen.

Der Umstand verdient hier nochmals Erwähnung, dass die distalen Knospen eines jeden Urwirbels die, bei den proximalen beschriebene Aushöhlung, nicht erkennen lassen. Bedenkt man nun, dass in denselben die Spinalnerven ihre Lage haben, so liegt wohl der Gedanke nahe, dieselben mit den Nerven in ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Fig. 12 stellt den mittleren Seitenleistenabschnitt einer Brustflossenanlage von Torpedo dar, aus einem Stadium, in welchem die Trennung der Knospen in der horizontalen noch nicht erfolgt ist. Es fällt sofort die alternierende Ausdehnung derselben in die Augen, von denen die kürzeren stets mit den betreffenden Spinalnerven in Verbindung stehen. Es sind dies die proximalen Muskelknospen, die bei einer Schnittrichtung, welche die Nerven an ihrem distalen Ende trifft, um den Durchmesser der Höhlung, in welchem sie liegen, verkürzt erscheinen müssen, während bei den distalen dieser Umstand wegfällt und sich dieselben daher in voller Ausdehnung repräsentieren. Es gelang mir auch bei dieser Horizontalschnittserie nicht, die Nerven für die distalen Knospen nachzuweisen.

Sind die Primär-Knospen in der Mitte der Seitenleiste angelangt, so sehen wir die nun folgende Bildung der sekundären, zuerst von den Nerven angezeigt, indem sich dieselben in der Höhlung der Knospen, Fig. 7 (*prkn*), in zwei Äste spalten, von denen der dorsale (*dn*) zur oberen, der ventrale (*vn*) zur unteren Knospenwand ziehen. In diesem Stadium glaubte ich auch erkennen zu können, wie von jenem Abschnitt des Spinalnerven, welcher in der Knospenhöhlung verlauft, kurz vor seiner Teilung in dorsalen und ventralen Ast, ein feiner Zweig zur distalen Knospe desselben Somiten zieht. Eine weitere Teilung in zwei Äste sah ich nicht.

Beginnen die sekundären Muskelknospen lateral auszuwachsen, so machen die Nerven dieses Wachstum mit und bleiben stets mit dem lateralen Knospenende in Zusammenhang; sie ziehen also zwischen diesen und den bald darauf erscheinenden Strahlen gegen den Flossensaum nach aussen.

Die gleichen Vorgänge beobachten wir auch bei Mustelus und Pristiurus. Bei dem ersten Hervorsprossen der Knospen sind die Spinalnerven jedoch nicht bis in dieselben verfolgbar. Der sichere Nachweis einer Innervation gelang erst in dem Stadium der abgetrennten Primärknospen. Der Teilungsakt der letzteren wird gleichfalls von den Nerven zunächst angezeigt, die Knospen folgen nach, siehe Fig. 9. Nach Ablauf desselben spaltet sich also jeder Spinalnerv in einen dorsalen und ventralen Ast für je zwei proximale Sekundärknospen, wie dies auf Fig. 10 schon zu sehen ist. Die Innervation der distalen sekundären Knospen konnte ich weder bei Pristiurus noch Mustelus auffinden; auch bei D o h r n findet sich hierüber keine Angabe.

Bisher haben wir die Flossenanlage stets als Seitenleiste kennen gelernt, in ihrer charakteristischen Gestalt eines abgeflachten Kugelsegmentes, Fig. 11. Nachdem dieselbe jedoch ihre definitive Ausdehnung am Rumpfe erreicht hat und alle Muskel-

knospen von den betreffenden Urwirbeln abgeworfen wurden, beginnt dieselbe ihr selbständiges Wachstum zur Bildung ihrer späteren Form und äussert sich dies an der Brustflosse von Torpedo zunächst in einer stärkeren proximo-lateralen Ausdehnung des vorderen Flossenabschnittes, welcher dadurch der Extremität die in Fig. 13 abgebildete Gestalt verleiht.

Die Muskelknospen machen dieses Wachstum mit, passen sich der Flossenform ihrer Länge nach an, indem sie stets in fast gleichen Abständen von dem äusseren Rand ihr Ende finden und bekommen dadurch in dem proximalen Abschnitt einen, von der Basis fächerförmig ausstrahlenden Verlauf. Dies gilt natürlich in gleicher Weise für die dorsalen und ventralen Sekundärknospen, deren Bildung mittlerweile erfolgt ist. Die Knospen der Flossenmitte sind länger geworden, ohne aber ihre ursprüngliche Lage aufzugeben, während die letzteren wiederum von der Basis etwas latero-distal divergieren, entsprechend einer auch hier beginnenden stärkeren Ausdehnung in dieser angegebenen Richtung. Ein Vergleich der Fig. 14 mit 11 zeigt am besten die Verlaufsänderung der Muskelknospen durch das Flossenwachstum.

Ein neuer Befund kommt in diesem Stadium zum erstenmal an den Muskelknospen zur Beobachtung. Mit fortschreitendem Wachstum und zunehmendem Querdurchmesser gehen dieselben nämlich an ihren basalen Enden breite Anastomosen ein, wie sie von zwei nebeneinanderliegenden Knospen bei starker Vergrösserung auf Fig. 15 gezeichnet wurde. Hatten wir bisher die Berechtigung, jede Knospe auch nach ihrer Abschnürung von den Somiten, vermittelst der Spinalnerven als Derivat eines bestimmten Urwirbels anzusehen und für jede die Innervation durch einen einzigen, serial bestimmbaren Spinalnerven anzusehen, so hört von diesem Zeitpunkt an dieses Verhältnis auf und wir können nur von der Gesamtheit der Muskulatur der Flosse, als aus einer bestimmten Anzahl von Urwirbeln hervor-

gegangen, sprechen und andrerseits ist von nun an jede Knospe nicht mehr ausschliesslich von einem einzigen Spinalnerven abhängig, haploneur im Sinne Fürbringers sondern polyneur.

In diesem Stadium tritt auch die Skeletbildung in Erscheinung. Dohrn schildert dieselbe für Pristiurus folgendermassen: „Die ersten Spuren der Verknorpelung zeigen sich an der Basis der Flosse, aber gleich darauf rückt zwischen je zwei Muskelknospen ein Knorpelstrahl gegen die äussere Peripherie der Flosse vor. Da diese Strahlen distalwärts sich verschmälern, andrerseits der Basalrand der Flosse sich auch verschmälert, so begreift sich, dass die Strahlen an ihren Enden deutlich geschieden sind, an ihrer Basis aber so nahe aneinander liegen, dass sie wie ein einziger Knorpel erscheinen, von dem aus die Strahlen distalwärts auszuwachsen scheinen." Ich war nach dem Lesen dieser Stelle zunächst der Meinung, Dohrn wolle damit bezeichnen, dass die erste Anlage des Skeletes in einer kontinuierlichen basalen Spange zu sehen sei, von der aus die einzelnen Strahlen auswachsen und von welcher er phylogenetisch, eine Zusammensetzung aus den verschmolzenen basalen Strahlenabschnitten annähme. An einer anderen Stelle jedoch, Seite 173, sagt Dohrn bei der Beschreibung der unpaaren Flossen: „dass im Mesodermgewebe derselben, ebenso wie in Brust-, Becken- und Bauchflossen einfache Knorpelstrahlen entstehen, die anfänglich ohne jede Verbindung mit anderen Skeletelementen bleiben." Nach diesen Worten kann es keinem Zweifel unterliegen, dass Dohrn bei Pristiurus die erste Skeletentstehung in Form einzelner getrennter Strahlen fand, welche sekundär an ihren basalen Enden verschmelzen.

Eine wesentlich andere Darstellung hatte Balfour in seiner Monographie und vergleichenden Embryologie über die Skeletogenese der Selachierextremität gegeben. Er beschrieb die erste Anlage des Skeletes als eine horizontale, parallel mit der Kör-

perlängsachse nach hinten ziehende Zellplatte, welche lateralwärts sich sehr früh in eine Reihe paralleler Strahlen gliedert, so dass nunmehr das primitive Skelet aus einem longitudinalen Streifen an der Flossenbasis besteht, welcher eine Reihe von in die Flosse eintretenden Strahlen abgiebt. Der Längsstreifen, den er als Basipterygium bezeichnet, setzt sich ausserdem vorn in den Brust- resp. Beckengürtel fort. Diesen Längsstreifen hielten Thacher und Mivart auf Grund vergleichend anatomischer Studien für ein basales Verschmelzungsprodukt, ursprünglich selbständiger, getrennter Strahlen, aus denen nach ihrer Theorie, die primitive Flosse zusammengesetzt gewesen sein müsse.

Balfour betont, und wie ich später zeigen werde mit Recht, dass sich im Embryo von einer solchen Entstehung des Basale nichts erkennen lasse; obwohl er diese Annahme für sehr wahrscheinlich und einleuchtend erklärt.

In Bezug auf die Genese des Schulter- und Beckengürtels teilt Balfour die Ansicht Thachers und Mivarts, welche dieselben als dorsale und ventrale Auswüchse des vorderen Endes des primären Längsstreifen auffassen.

In neuester Zeit veröffentlichte Wiedersheim (41) seine Untersuchungen über die Entwickelung des Schulter- und Beckengürtels bei Selachiern, Teleostiern, Amphibien und Reptilien. In Betreff der ersteren kommt er zu folgenden Resultaten: „Das Vorknorpelgewebe erscheint zunächst in der freien vorderen Gliedmasse und wächst von hier aus gegen den Rumpf derart vor, dass es denselben, dicht unter der Epidermis fortwuchernd, erst dorsal und erst später ventral umgreift. Somit erfolgt die Anlage der Pars scapularis früher als diejenige der Pars coracoidea. Denselben Weg verfolgt auch der Hyalinknorpel. Im Vorknorpel, wie auch (vorübergehend) im Knorpelstadium stellt die freie Extremität (Basipterygium) mit dem Schultergürtel eine einheitliche Masse dar.“

Ich gehe nun zu den Resultaten meiner eigenen Untersuchungen über. Fig. 13 giebt die erste nachweisbare Anlage des Brustflossen-Skeletes von Torpedo wieder. Dieselbe (*pb*) besteht aus einer Leiste dichter gestellter Zellen, welche man histologisch noch kaum als Prochondrium bezeichnen dürfte, und welche ihre Lage längs der Flossenbasis zwischen den medialen Enden der sekundären Muskelknospen nimmt. Die wiederholteste und genaueste Prüfung bei verschiedener Vergrösserung ergab auch nicht den geringsten Anhaltspunkt einer Zusammensetzung dieser Spange aus einer bestimmten Zahl diskreter, den späteren Strahlen entsprechender Abschnitte. Wir finden bei Torpedo folglich die erste Skeletanlage der Brustflosse in Form einer, in der Flossenbasis gelegenen, noch nach keiner Seite scharf begrenzten, kontinuierlichen basalen Zellspange (primäres Basale), welche medianwärts an ihrem proximalen Ende in eine ebensolche Zellverdichtung breit übergeht, die gürtelförmig die seitliche Rumpfwand ausserhalb der Myotome umgreift und in diesem Stadium dorsal bis in Chordahöhe, ventral fast bis zu gegenseitiger Berührung reicht. Der Übergang des primären Basale in seine dorsale und ventrale Verlängerung findet bei Durchsicht der Serie an der Stelle statt, wo auf Fig. 13 die Nerven von vorne her in die Flosse eintreten und ist zwischen denselben die dichtere Zellstellung noch erkennbar. Um die Lagebeziehung des primären Basale zu den Muskelknospen klar zu übersehen, habe ich in Fig. 14, welche den auf die horizontale projizierten Verlauf, gleichviel ob der dorsalen oder ventralen Knospen dieses Stadiums veranschaulicht, den Umriss der ersten Skeletanlage mit rot eingezeichnet. Wir sehen hieraus, dass auch das Basale entsprechend dem stärkeren Wachstum des proximalen Flossenabschnittes an seinem vorderen Ende die grösste laterale Ausdehnung zeigt und mit dem Scheitel der Konvexität sich gegen den lateralsten Punkt des Flossensaumes richtet. Zugleich finden wir eine biseriale

Stellung der Muskelknospen zu diesem proximalen Ende des primären Basale gegenüber einer uniserialen des distalen Abschnittes.

In einem etwas älteren Stadium der Fig. 16 ist die Skeletanlage histologisch etwas weiter zu Prochondralgewebe differenziert und es beginnen die Strahlen zwischen je zwei Muskelknospen von dem primären Basale aus hervorzuwachsen. Ein Blick auf die äussere Flossen-Kontur dieses Stadiums lässt erkennen, dass der vordere Teil der Flosse in seiner früheren Wachstumsrichtung entsprechend dem Pfeil auf Fig. 14 nicht fortgefahren ist, sondern sich vielmehr rasch proximalwärts vergrössert hat, so dass die Muskelknospen die in Fig. 17 angegebene Verlaufsrichtung bekommen. Auf Fig. 14 liegt die Flossenspitze ungefähr der 20. Muskelknospe gegenüber, auf Fig. 17 hingegen ungefähr der 7. und vergleichen wir mit diesen beiden Abbildungen noch Fig. 20, einem etwas älteren Stadium entnommen, so sehen wir hier die definitive Flossenform erreicht; das Wachstum hat in der Richtung der ersten Knospe seine grösste Intensität gewonnen und dieselbe ist hierdurch auch zu der absolut längsten der Flosse geworden. Gleichzeitig beobachten wir ein sich steigerndes Zusammenrücken der basalen Knospenenden dieses Abschnittes der Brustflosse, so dass dieselben, obwohl an Zahl mehr als die Hälfte aller, dennoch nur den geringsten Teil der Basis einnehmen. Sucht man nach einer Ursache für diese allmähliche Änderung der Flossenform durch das veränderte Wachstum, so ist es vielleicht kein Fehlschluss, wenn man die mittlerweile herangebildete Form des Rumpfes betrachtet, diese hierfür verantwortlich zu machen. Ursprünglich Squaliden-artig langgestreckt, beginnt derselbe in diesem Stadium allmählich in die Breite zu gehen, er strebt der bleibenden Rochen-Form zu. Ist nun anfänglich die Flosse gezwungen, in ihrem proximalen Wachstum dem vorgelegenen Kiemenbogen lateral auszuweichen, so wird die Flossenbasis nunmehr weit

lateral vorgedrängt bis in eine Sagittalebene mit den Kiemenbogen selbst und die Flosse muss nun im Anschluss an die seitliche Kopfwand zu bleiben ihr Wachstum in beschriebener Weise in rein proximale Richtung verlegen. —

Gehen wir zum Skelett zurück und zählen die auf Fig. 16 sichtbaren Strahlen, so ergiebt sich die Zahl 30. Wir wissen jedoch aus Dohrns Untersuchungen, dass zwischen je zwei Muskelknospen ein Knorpelstrahl zur Anlage gelangt. Wie erwähnt, beteiligen sich aber bei Torpedo 26 Urwirbel mit je 52 sekundären dorsalen und ventralen Knospen an der Bildung der Brustflossenmuskulatur und wir müssten daher auch ebenso viele Strahlen erwarten. Die Erklärung dieser auffallenden Erscheinung liegt in der geschilderten Wachstumsänderung des proximalen Flossenabschnittes. Hand in Hand mit derselben geht nämlich eine Änderung in der Verlaufsrichtung der proximalen Muskelknospen und Nerven vor sich. Die Art derselben ergiebt ein Vergleich der Abbildungen 11, 14 und 17. Aus der ursprünglich gerade gestreckten Form, in der Seitenleiste, nehmen dieselben gegen die Richtung der grössten Ausdehnung allmählich bogenförmig geschwungenen Verlauf an und erst gegen die Flossenmitte zeigen sie ihre frühere geradlinige Gestalt. Dieses Verhalten, in Fig. 14 angedeutet, ist in Fig. 17 deutlich ausgeprägt und endlich auf Abbildung 20 noch weiter gediehen. Die Ursache dieser Krümmung liegt in dem Wachstumszug gegen die Richtung der stärksten Ausdehnung. Dafür spricht, dass die Konvexität des Bogens, welchen die Muskelknospen beschreiben, immer gegen die Flossenspitze zu gerichtet ist; ferner dass die Krümmung an den einzelnen Knospen von der Mitte der Basis gegen die proximale Spitze zu verfolgt, immer stärker wird und zugleich einen immer kürzeren Endabschnitt derselben betrifft, so dass die basalwärts von der Biegungsstelle gelegenen Knospenabschnitte fast untereinander parallelen, dicht gedrängten Verlauf nehmen.

Im Wesen das gleiche Verhalten findet sich auch an dem distalen Flossenabschnitt. Auch hier nehmen, wie ein Blick auf Fig. 17 und 20 zeigt, die Muskelknospen durch den Wachstumszug gegen das hintere Flossenende geschwungenen Verlauf, nur mit dem Unterschied, dass der ganze Prozess infolge der geringeren Ausdehnung in distaler Richtung viel weniger intensiv auftritt und zweitens, dass die Muskelknospen basal weit weniger zusammengedrängt werden, da sie den grössten Teil der Basis einnehmen und daher in grösseren Interstitien beginnen. Von dem Stadium der ersten Skeletanlage an, beobachteten wir an den Muskelknospen, während die Umwandlung derselben in eigentliche Muskelsubstanz basalwärts beginnt, ein mediales Wachstum jener, deren Verlängerung auf die Gürtelanlage trifft, an welcher sie Ansatz suchen und dadurch die nötige Anordnung für die Flossenbewegung erlangen. — Es betrifft dies also alle Knospen mit Ausnahme der distalen, welche sich an das betreffende Skeletstück dieses Flossenabschnittes selbst anheften.

Nach dieser Betrachtung des Muskelknospenverlaufes werden jetzt auch die am Skelete stattfindenden Vorgänge leicht verständlich. Beginnen von der ersten kontinuierlichen Anlage die Strahlen zwischen die sekundären Muskelknospen auszuwachsen, so müssen sie die gleiche Verlaufsrichtung haben wie diese selbst und verschmelzen sofort bei ihrem Erscheinen untereinander, so weit sie, entsprechend den Muskelknospen, basal dichtgedrängten Verlauf zeigen. Kein Wunder dann, dass die mittleren Strahlen zunächst sichtbar werden und am längsten sind, während gegen die Flossenenden dieselben an Länge abnehmen und zwischen den vordersten und hintersten Knospen auf Fig. 16 solche überhaupt noch nicht zu sehen sind, denn auch die Muskelknospen besitzen in der Flossenmitte die weitesten Interstitien und die basale Strahlenkonkrescenz wird daher hier die geringste sein. Gegen die beiden Flossenspitzen rücken die Knospen hingegen mit immer grösseren basalen Abschnitten

dicht aneinander und ihr Verschmelzungsprodukt muss ein dementsprechend ausgedehnteres werden. Bei flüchtiger Betrachtung der Fig. 13 und 16 könnte es vielleicht den Eindruck machen, als ob die kontinuierliche Zellspange als solche proximalwärts in den Flossenzipfel sich verlängere und kranialwärts immer kürzere Strahlen abgäbe. Dass sich aber eben diese Wachstumszunahme aus den, sofort bei der ersten Anlage verschmelzenden Strahlenenden herleitet, lässt sich aus folgenden Gründen wohl mit Sicherheit nachweisen. Wir haben gesehen, dass die Gesamtentwickelung der Extremität in proximo-distaler Richtung erfolgt und so wird auch das Skelet kaum die Ausnahme machen und die mittleren Strahlen zuerst produzieren, dann erst die proximalen und distalen. Ferner beobachten wir zwischen Muskelknospen und Strahlen eine völlige Inkongruenz. Gerade den proximalsten längsten Knospen entsprechen die kürzesten freien Strahlen, während eine übereinstimmende Dimension beider doch das natürliche wäre. Den strikten Beweis aber erblicke ich in dem Befunde, dass man an dem proximalen wie distalen Ende der Skeletanlage die letzten, eben sichtbar werdenden Strahlen auf eine ganz kurze Strecke noch innerhalb der gemeinsamen basalen Spange erkennen kann. Eine fortlaufende Beobachtungsreihe dieses Befundes enthält dann, wie ich glaube, den sicheren Beweis für die Richtigkeit meiner gegebenen Darstellung. Es handelt sich also hier um eine verdeckte Bildung von Strahlen, die so lange nicht frei in Erscheinung treten, als die Muskelknospen eng aneinander gedrängten parallelen Verlauf nehmen. Nun findet auch das früher erwähnte Fehlen von 22 Strahlen seine Erklärung. Dieselben sind zum weitaus grössten Teil in dem proximalen, einige wenige in dem distalen Abschnitt der kontinuierlichen Skeletanlage verschmolzen enthalten. In dem Stadium der Fig. 19, ist die Entwickelung dann so weit gediehen, dass sämtliche 52 Strahlen an ihren Enden frei hervortreten und damit ist auch

die definitive Form jener Skeletabschnitte vollendet, welche durch Strahlenkonkrescenz von dem primären Basale aus sich bilden.

Auf etwas Anderes darf ich aber bei der Betrachtung der ersten Skeletbildung nicht vergessen aufmerksam zu machen; das ist die vorübergehend biseriale Skeletform des proximalen Flossenabschnittes. Ich habe bei Fig. 14 bereits auf die biseriale Lage der Muskelknospen zu dem vorderen Ende des primären Basale aufmerksam gemacht. Würden sich nun zu dieser Zeit schon Strahlen gebildet haben, oder bliebe das Wachstum der Extremität in dieser Richtung erhalten, so käme es zu einer typisch-biserialen Strahlenanordnung an dem in der Richtung des grössten Flossenwachstums liegenden und durch Strahlenkonkrescenz entstandenen Basale. Dies ist aber nicht der Fall. Wie wir sahen, ändert die Flosse im weiteren ihre Wachstumsrichtung und damit auch die Verlaufsrichtung ihrer Muskelknospen. Dieselben verlieren allmählich ihre biseriale Anordnung und gehen in die uniseriale über, Fig. 20. Alle diese Änderungen an den Knospen spielen sich aber zeitlich in der Entwickelung etwas früher ab, als die Strahlen zwischen ihnen zur Anlage gelangen und daher vermissen wir auch an diesen, wenn alle sichtbar, jede Biserialität.

Trotzdem aber können wir auch an dem Skelete die ganze in dem Bereiche der Knospen stattfindende Bewegung verfolgen. Auf Fig. 16 mache ich auf die verschiedene Form des proximalen und distalen Endes der Skeletanlage aufmerksam. Während das letztere gleichmässig sich verjüngt und spitz ausläuft, bleibt das erstere in seiner ganzen Ausdehnung gleich breit und endet mit flacher bogenförmiger Kontur, die parallel geht dem äusseren Flossenrand. Zeichnen wir nun die Form des Skeletes in den Muskelknospenverlauf dieses Stadiums ein, Fig. 17 rote Linie, so wird die Ursache dieser Differenz sofort klar. Sie beruht auf der noch vorhandenen biserialen Anord-

nung der Muskelknospen dieses Flossenteiles und ebenso der zwischen ihnen sich bildenden Strahlen, welche untereinander verschmolzen hier noch als ein Kontinuum erscheinen. Mit weiterem Wachstum der Flosse, welches zu der in Fig. 19 abgebildeten Form führt, geht nun selbstverständlich auch der biseriale Charakter des proximalen Skeletendes verloren und das aus der Strahlenkonkrescenz resultierende Basale (*bp*) nimmt die gleiche, sich gegen ihr Ende verjüngende Gestalt an, Fig. 19, welche das distale (*bmt*) bei seiner ersten Entwickelung zeigt.

Während dieser Vorgänge erfolgt in dem Stadium der Fig. 16, durch einen Reduktionsprozess in der durch Strahlenkonkrescenz vergrösserten aber noch einheitlichen Skeletanlage, die Gliederung derselben in ihre späteren Abschnitte, das Pro-, Meso- und Metapterygium[1]) und bald darauf die Trennung der letzteren untereinander und von dem Schultergürtel.

Es beruht dieser Vorgang auf einem allmählichen Verschwinden des Vorknorpels an gewissen Stellen der kontinuierlichen ersten Skeletanlage, an welchen die Zellen wieder den Charakter des sonstigen mesoblastischen Zellmaterials annehmen. Hierdurch wird einerseits aus der gemeinsamen Skeletanlage eine mittlere laterale Partie abgesondert, welche nun bogenförmig den proximalen (*bp*) und distalen (*bmt*) Abschnitt verbindet und die erste Anlage eines Mesopterygiums darstellt (*bm*); andrerseits sehen wir der Rumpfwand näher in dem proximalen Ende des primären Basale einen ebensolchen Reduktionsprozess auftreten. Es ist das die Stelle, wo die Nerven von der ersten gemeinsamen Anlage des Flossenskeletes umwachsen werden. Indem dieselben dann enger aneinander sich legen und der dadurch gebildete Defekt in der Gürtelanlage durch Reduktion sich schärfer begrenzt, entsteht ein Kanal (*nl*), durch den die

[1]) Ich behalte diese von Gegenbaur eingeführten Namen als solche bei, zur Bezeichnung der topographischen Lage der einzelnen Abschnitte zu dem Rumpfe.

Nerven zu einem Stamme vereint im Bogen von vorne her zur Flosse ziehen. — In dem Stadium der Fig. 19 ist durch weitere Einschmelzung des prochondralen Gewebes die Abgliederung der Basalia angebahnt. Das Basale mesopterygii (*bm*) in seinem Längsverlauf scharf begrenzt, beginnt an seinen beiden Enden sich von dem Basale pro- und metapterygii (*bp*) und (*bm*) abzutrennen; doch ist es noch nicht möglich die Zahl der Strahlen zu bestimmen, welche nach vollendeter Bildung in seinen Bereich fallen werden. Medial des Mesopterygiums greift der Reduktionsprozess weiter um sich, bewirkt den Schwund der in Fig. 16 bei (*) vorhandenen Vorknorpelspange und schafft so gleichzeitig eine Grenze zwischen Schultergürtel (*sg*) und dem Basale pro-, meso- und metapterygii, indem er dabei die spätere charakteristische Form der Gelenkflächen herausmodelliert. Ein Vergleich der beiden citierten Abbildungen 16 und 19 giebt das beste Bild von dem Wesen dieses Vorganges.

Gegen Ende des Prochondralstadiums, wenn das Basale mesopterygii sich scharf von dem des Pro- und Metapterygiums absetzt, sieht man, dass 9 Strahlen mit demselben in Verbindung stehen. Die distal folgenden zwei, welche bisher in einer undifferenzierten Zellmasse ihr Ende fanden, verschmelzen an dieser Stelle untereinander und bleiben auch während des nun erfolgenden Verknorpelungsprozesses vereint, wie Fig. 21 dies zeigt.

Die weitere Entwickelung des Skeletes, die sekundäre Gliederung etc., gehören nicht mehr in den Rahmen dieser Untersuchungen. Erwähnen will ich nur, dass die Verknorpelung auch wieder zunächst in dem Bereiche des ursprünglichen primären Basale Platz greift und von hier aus lateral sich ausdehnt. Der Beginn der Abgliederung der Strahlen von den Basalia, sowie die Quergliederung der Radien selbst, erfolgt in lateraler Aufeinanderfolge noch am Schlusse des Vorknorpelstadiums und äussert sich an den betreffenden Stellen stets als

kolbige Anschwellung, in welcher die Zellen wieder mehr den Charakter frühen Prochondralgewebes annehmen. Indem an diesen Reduktionsstellen der Verknorpelungsprozess aussetzt, kommt es zu den einzelnen Gliedern des sekundären Flossenskeletes.

Bei beginnender transverseller Gliederung der Strahlen beobachten wir zugleich, dass die eben erwähnten auf das Mesopterygium folgenden Strahlen sich von dem gemeinsamen Basalstück abgliedern, welches nun zwischen den einander zugekehrten Enden des Basale meso- und metapterygii seine Lage nimmt. Einem solchen sekundären Gebilde einen neuen Namen zu geben, wie Howes dies kürzlich für einen Selachier gethan, halte ich kaum für nötig. Es ist ja längst bekannt, dass solche sekundäre Konkrescenzen basaler Strahlenabschnitte namentlich bei Rochen häufig vorkommen und hat Gegenbaur hierauf besonders aufmerksam gemacht.

Nach Ablauf all dieser beschriebenen Vorgänge besteht also nunmehr das Flossenskelet aus vier Sympterygia, wie wir die einzelnen Abschnitte, mit einem selbständigen Basale auch nennen können. Das Sympterygium I oder Propterygium ist das prävalierende mit 26 Strahlen, dann folgt distal das II. oder Mesopterygium mit 9 Strahlen, das III. mit 2, und endlich das IV. oder Metapterygium mit 16 Strahlen. I, II und IV artikulieren mit dem Schultergürtel. Doch muss ich hier bemerken, dass in Bezug auf die Strahlenzahl der einzelnen Abschnitte sich häufig kleine Schwankungen ergeben. Vor allem in Bezug auf das Sympterygium III, welches in mehreren Fällen aus 3 Strahlen bestand, während das Metapterygium bloss 15 zählte.

In Betreff des Schultergürtels muss ich noch einiges nachtragen. Wir sahen bereits, dass die erste Anlage desselben in continuo und gleichzeitig erfolgte mit der des Skeletes der freien Extremität, als dorsale — wie ventrale Verlängerung des proxi-

malen Endes des primären Basale. Derselbe reichte in diesem Stadium dorsal bis in Chordahöhle, ventral fast bis zu gegenseitiger Berührung (Fig. 18). Indem er die in seinen Bereich fallenden Nerven umschliesst, entstehen die sich durch einen Reduktionsprozess sekundär erweiternden Kanäle, von denen der grösste schief von oben und innen nach unten und aussen denselben durchsetzt und sich in der Mitte, entsprechend der Teilung der Nerven in einen ventralen und dorsalen Ast, in zwei kleinere Ausführungsgänge sich gabelt, von denen der eine dorsal, der andere ventral der Ansatzstelle des Extremitätenskelets mündet. Zwei weitere kürzere finden sich dorsal und ventral des distalen Artikulationshökers, durch die Basis desselben nach aussen verlaufend.

In dem Stadium der Fig. 16 sind die beiderseitigen ventralen Gürtelspangen in der Mittellinie zusammengetroffen und breit verschmolzen; die dorsalen reichen etwas über das Medullarrohr hinaus und zeigen hier an ihrem Ende stets histologisch primitivere Struktur als an dem Mittelstück. Ich kann Wiedersheim nicht beistimmen, wenn er den skapularen Teil der Gürtelanlage als den phylogenetisch älteren erklärt auf Grund seiner früheren ontogenetischen Existenz im Vergleich zu der Pars coracoidea. Meine Befunde sprechen für die entgegengesetzte Ansicht, dass am Schulter- wie am Beckengürtel der ventrale Teil, der sich zuerst anlegende und mithin wohl der phylogenetisch ältere ist. — Durch den Reduktionsvorgang in der ersten gemeinsamen Anlage erfolgt die laterale Begrenzung des Schultergürtels, sowie die Bildung der Gelenkköpfe.

Die Verknorpelung erfolgt in seiner ganzen Ausdehnung fast gleichzeitig, nur das dorsale Stück (Pars scapularis) bleibt, wie erwähnt, in der Entwickelung zeitlich etwas zurück und seine Chondrifizierung tritt dementsprechend später ein. Mit Sichtbarwerden des ersten Knorpels in dem horizontalen Mittelstück des Gürtels ist eben der Schluss des nunmehr gemeinsamen Schulter-

gürtelringes, durch Verschmelzung der beiderseitigen dorsalen Abschnitte erfolgt.

Fassen wir die Resultate über die Skeletbildung kurz zusammen, so haben wir:

Zunächst eine gemeinsame erste Anlage des Skeletes der freien Extremität und des zugehörigen Gürtels in Form einer ungegliederten, in der Flossenbasis liegenden Spange, welche an ihrem proximalen Ende sich verbreitert und ventral wie dorsal die seitliche Rumpfwand ausserhalb der Myotome partiell umgreift.

Es folgt die Strahlenbildung und die hiermit auftretende Weiterbildung der Basalia, sowie jegliche Gliederung.

Für Mustelus, bei welchem ich diese Entwickelungsvorgänge an der Brustflosse gleichfalls genau verfolgte, gelten dieselben fundamentalen Regeln wie bei Torpedo.

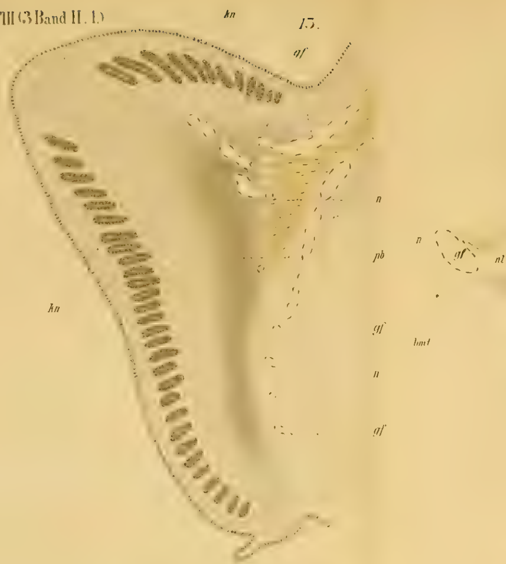
Vor allem ist auf die veränderte Stellung der Seitenleiste zum Rumpf aufmerksam zu machen, welche, wie schon erwähnt, im Gegensatz zu Torpedo nicht horizontal oder parallel der Körperlängsachse verläuft, sondern an ihrem distalen Ende ventral geneigt ist. Schon Balfour macht hierauf aufmerksam mit den Worten, dass die Anheftungsstelle der Flosse am Rumpf gewissermassen auf einer schiefen Ebene sich befinde.

Aus der bekannten Form der Seitenleiste geht die Flosse allmählich der bleibenden zu. Sie dehnt sich in dem vordersten Abschnitt nach aussen und einer geringen Neigung nach vorn, in dem Hauptteil jedoch nach hinten und aussen aus. Der dadurch bedingte Muskelknospenverlauf ist aus dem bei Torpedo hierüber gesagtem und der Fig. 22 leicht verständlich. Die Abbildung entspricht dem Stadium, in welchem die erste Skeletanlage sichtbar wird. Diese findet sich auch bei Mustelus als ein dichteres Blastem, welches wie bei Torpedo zwischen den basalen Knospenenden auftritt, sich an seinem vorderen Ende etwas medial verbreitert und von hier aus die Rumpfwand

11.



13.

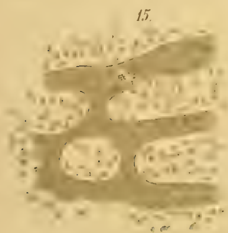


16.

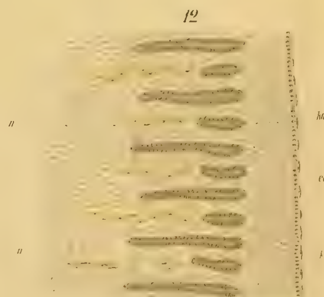
n
gf
nl
bml
r
bp
r
bm
r

17

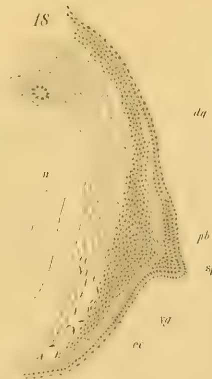
15.



12



18



14



Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

partiell umgiebt. Aus einem Vergleich mit dem Bilde des gleichen Stadiums von Torpedo ist hervorzuheben, dass die Schultergürtelanlage ventral weiter proximalwärts reicht und seitlich an der Wand der Perikardialhöhle herabziehend, dieselbe von vorn und unten umschliesst, während bei Torpedo die Vereinigung beider Gürtelhälften viel schmäler ist und nahe der hinteren Wand der Perikardialhöhle statt hat.

Man könnte, glaube ich, daran denken, dass durch die veränderte Stellung der Flossenbasis auch eine veränderte Lage des Schultergürtels nötig geworden wäre, welcher, wie mir scheint, stets eine ungefähr senkrechte Stellung zu der Basis beibehält. Es äussert sich dies gleichfalls in der Abgangsrichtung der dorsalen Gürtelhälfte, welche bei Torpedo fast sagittal, bei Mustelus hingegen stark distal geneigt zur Horizontalebene des Körpers verläuft.

In der Schultergürtelregion war diese erste Skeletanlage ebenso deutlich differenziert, als in der freien Extremität und reichte ventral bis zu gegenseitiger Berührung, dorsal bis in Chordahöhe.

Mit dem beginnenden Vorknorpelstadium treten die Strahlen auf und beginnt die Weiterbildung der Basalia Fig. 24. Welche Richtung die Strahlen einschlagen müssen, lehrt uns ein Blick auf Fig. 23, welche den Muskelknospenverlauf auf die horizontale projiziert, schematisch aber genau darstellt. Verglichen mit Abbildung 22, dem Knospenverlauf bei Sichtbarwerden des Skeletes, hat sich derselbe dahin geändert, dass dieselben in ihrem Volumen vergrössert und dicht aneinandergerückt sind. Es hat hierdurch den Anschein, als ob die distalen Knospen durch die sich stärker ausdehnenden proximalen medial verdrängt würden. Entsprechend dem Knospenverlauf ist auch die Richtung und Lage der sich bildenden Strahlen eine andere als bei Torpedo und ebenso ihr Verschmelzungsprodukt das Basale des Pro- und Metapterygiums. Während bei Torpedo das letztere

sich gegen sein Ende gleichmässig verjüngt, immer kürzere Strahlen abgiebt und endlich in den letzten Strahl selbst ausläuft, zeigt das Basale metapterygii von Mustelus fast durchwegs gleichen Dickendurchmesser und mit seinem distalen konvexen Ende stehen mehrere Strahlen in Verbindung. Medial des letzten, deutlich erkennbaren, setzt sich dasselbe in eine dichtere Zellmasse (Prochondralgewebe) fort, welche im Bereich der drei letzten dorsalen und ventralen Knospen endet.

Der Verschmelzungsprozess der Strahlen am hinteren Ende der Flossenbasis ist hier, wie ein Vergleich der betreffenden Abbildungen zeigt, ein bedeutenderer als bei Torpedo, und das Produkt hieraus auch dementsprechend massiger.

Gleichzeitig mit der Strahlenbildung setzt auch der Reduktionsprozess in der ersten kontinuierlichen Skeletanlage ein und vollendet allmählich die Abgliederung der beiden Basalia untereinander und von dem Schultergürtel. Der Vorgang ist aus Fig. 24 und 25 ersichtlich. Wie bei Torpedo beginnt derselbe zunächst mit einer Resorptionsstelle lateral in dem proximalen Abschnitt der kontinuierlichen Anlage und greift von hier aus allmählich weiter um sich.

Mit fortschreitender Entwickelung, wenn alle Strahlen gebildet sind und die Gliederung der Skeletanlage deutlich wird, zeigt dieselbe die in Fig. 25 abgebildete Form. Die beiden proximalen Strahlen sind lateral mit einander verschmolzen und diese wie die folgenden zwei gehören dem Propterygium oder proximalen Sympterygium an, dessen Basale durch den Reduktionsvorgang aus der ersten gemeinsamen Anlage gesondert und durch basale Verschmelzung der Strahlen vergrössert wurde.

Aus dem im vorigen Stadium noch undifferenzierten Prochondralgewebe im Bereich der letzten Knospen, haben sich drei Strahlen entwickelt, welche basal verschmolzen sind und so das distale Ende des Basale metapterygii darstellen, welches nun mit 15 Strahlen in Verbindung steht und an seinem hinteren Ende

scharf medialwärts umbiegt. Der fünfte Strahl bleibt mit beiden Basalia in Kontakt.

Der grösste Teil der ersten basalen Skeletspange fällt auch hier dem distalen Symptygerium zu, welches durch basale Konkrescenz der distalen Strahlen sich vergrössert, soweit dieselben durch das Flossenwachstum dicht aneinander gedrängten parallelen Verlauf nehmen.

Die Verknorpelung der Prochondralanlage zeigt kein von Torpedo abweichendes Verhalten. Von dem Schultergürtel, der seine volle Ausdehnung in diesem Stadium erreicht hat, sind die proximalsten drei Nerven und ein grosses Gefäss umschlossen worden und liegen in einem schmalen Kanal, der sich wiederum in einen dorsalen und ventralen Schenkel spaltet.

Mit Sichtbarwerden des Knorpels wird auch die sekundäre Gliederung deutlich und die Trennung der Basalia von dem Schultergürtel vollendet.

Die veränderte Stellung des Schultergürtels zu dem Skelete der freien Extremität bewirkt, dass von den median auswachsenden Muskelbündeln, die am Schultergürtel Ansatz finden, die vordersten zu Vorwärtsziehern des proximalen Sympterygiums werden.

Die erwähnte Stellungsdifferenz findet auch ihren Ausdruck in dem Verhalten der Flossenbasis zu der Körpermedianebene, welche bei Mustelus mit derselben fast einen Winkel von 45^{0} einschliesst, während sie bei Torpedo annähernd parallel mit ihr verläuft.

Auf die sekundären Konkrescenzen der Strahlen, die namentlich am Propterygium frühzeitig auftreten, gehe ich nicht weiter ein; ich möchte nur darauf aufmerksam machen, dass hierdurch die Berechnung der an dem Aufbau einer Flosse beteiligten Rumpfsegmente = der halben Summe der Strahlen, nicht immer an der fertigen Form mit Sicherheit durchführbar ist. —

Wir begegnen bei Betrachtung der Brustflossenentwickelung von Mustelus lauter aus der Genese der Torpedoflosse bekannten Vorgängen; die einzigen wichtigen Unterschiede sind:

Die geringere Zahl der Strahlen, welche im Einklang steht mit der geringeren Zahl von Rumpfsegmenten, die zu ihrer Bildung beitragen und die verschiedene Form des Skeletes, welche abhängt von der Wachstumsrichtung der Flosse.

Während bei Torpedo infolge des in die Richtung der letzten Knospe fallenden Wachstums, eine rein uniseriale Strahlenanordnung an dem Basale metapterygii entsteht, ist dies an dem gleichen Skeletstück der Mustelusbrustflosse nicht mehr in dieser Weise der Fall. Wir finden hier schon die erste Andeutung einer biserialen Form, in dem das Wachstum nicht mehr rein distal erfolgt, sondern in mehr latero-distaler Richtung in eine andere als die letzte Knospe fällt. Es ist dies aus der Verlaufsrichtung der Muskelknospen auf Fig. 23 schon erkenntlich und auch an der ersten Anlage des Skeletes auf Fig. 24 zu sehen, wenn wir uns die letzten basal verschmolzenen Strahlen getrennt denken, wozu wir ihrer Genese nach berechtigt sind; selbst an der fertigen Form ist übrigens dieses Verhalten noch deutlich ausgesprochen. Es fehlt ferner an der Brustflosse von Mustelus das proximale starke Wachstum der Torpedoflosse, welches dieser ihre charakteristische Form verleiht, und hierin bewahren die Squaliden ein primitiveres Verhalten als die sekundär in ihrer Flossenform veränderten Rochen. —

In seinen „Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmasse der Fische" beschrieb v. Davidoff (8) das genaue Verhalten der sich an der Innervation der Flossenmuskulatur beteiligenden ventralen Spinalnervenäste folgendermassen: Sämtliche zur Extremität verlaufende Nerven spalten sich, die beiden vordersten am Becken, die übrigen am Basale metapterygii in zwei Äste, von welchen der eine etwas schwächere,

auf die dorsale, der andere auf die ventrale Fläche der Flosse tritt. Alle ventralen Äste der Extremitätennerven hängen nun untereinander zusammen und bilden einen lateralwärts am Basale metapterygii und diesem parallel verlaufenden Längsstamm, welcher zwischen je zwei in ihn eingehenden Nerven lateralwärts verlaufende Zweige abgiebt.

Die dorsalen Äste gehen gleichfalls Verbindungen unter einander ein, nur liegt der daraus entstehende Längsstamm nicht mehr auf den Skeletteilen, sondern auf der tiefen dorsalen Muskelschichte.

Eine Ausnahme macht der vorderste dieser Nerven, welcher niemals aus den Elementen eines einzigen ventralen Astes besteht, sondern sich stets aus mehreren, zum mindesten aus zweien, zusammensetzt. Ist das erstere der Fall, so sehen wir, dass von einem bestimmten Ramus ventralis ein zur Seite der ventralen Mittellinie gelegener Längsstamm, als Ast desselben beginnt. Derselbe nimmt eine Anzahl hinten gelegener Rr. ventrales in sich auf und verbindet sich als mächtiger Stamm mit dem ersten direkt zur Extremität verlaufenden Nerven, worauf dann die Teilung in die beiden Äste zur Extremität erfolgt. Dieser lange Sammelnerv (Nervus collector) sendet zwischen je zweien in ihn eingehenden Nerven feine medial gerichtete Zweige den Bauchmuskeln zu. Die Zahl der an dem Nervus collector teilnehmenden ventralen Spinalnervenäste ist bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden gross. —

Dieser von v. Davidoff entdeckte Nervus collector der Haie wurde zu einem Hauptargument für die Archipterygiumtheorie und die von ihr geforderte Wanderung der hinteren Extremität.

Letztere wurde von Gegenbaur wie von v. Davidoff als Kausalmoment betrachtet für die Plexusbildung und „nur von dem Gesichtspunkte aus“, sagt Gegenbaur (20), „ist es möglich, die Bildung der Ansae und der daraus hervorgehenden

Plexusse zu verstehen, dass die die Gliedmassen versorgenden Rami ventrales der Spinalnerven durch eine allmählich entstandene Lageveränderung der Gliedmassen sich untereinander verbinden müssen".

Diese Verschiebung trifft nicht nur die Beckenflosse, sondern in gleicher Weise auch die Brustflosse, wie Gegenbaur annahm. Auch an dieser ist schon bei den Selachiern ein Verschieben nach hinten zu vor sich gegangen, so dass sie über eine grössere Anzahl von Metameren hinweggerückt ist. So ist die Gliedmasse mit neuen Metameren-Gebieten in Zusammenhang gebracht, daher hier wieder eine grössere Anzahl von Nerven, die sich untereinander verbinden, in Zusammenhang mit der Gliedmasse getreten sind.

v. Davidoff zieht ferner aus dem Vergleiche der verschieden grossen Zahl der den Nervus collector zusammensetzenden ventralen Spinalnervenäste bei den einzelnen Selachierspezies den Schluss, dass bei denjenigen, deren Becken am meisten nach hinten gerückt ist, z. B. Acanthias, auch eine bei weitem grössere Zahl der Rr. ventrales an der Bildung des ersten Extremitätennerven Teil nimmt. An einer anderen Stelle seiner grossen Arbeit sagt er weiters: „Wir sehen also in den Längsstämmen der Haie und Ganoiden, sowohl in den bei letzteren vorkommenden Anastomosen, der vor diesen Längsstämmen sich findenden Nerven, rudimentäre, im Verschwinden begriffene Bildungen und haben wir diejenigen Formen, welche im Besitze eines längeren Kollektors sind, oder bei welchen die Anastomosen sich auf eine grössere Anzahl der ventralen Äste ausdehnen (Acanthias, Galeus, Heptanchus, Accipenser ruthenus) als ältere, diejenigen, bei welchen weder Anastomosen, noch die Bildung eines Sammelnerven vorkommt, als verhältnismässig jüngere zu beurteilen (Scyllium, Carcharias, Chimära).

Mit dem Fallen der Annahme einer Wanderung der Extremitäten, im Sinne Gegenbaur's durch den Sieg der Lehre

von der metameren Bildung der paarigen Flossen, musste auch die Entstehung der Ansae und Plexus, sowie die des Nervus collector ihre bisherige Erklärung verlieren.

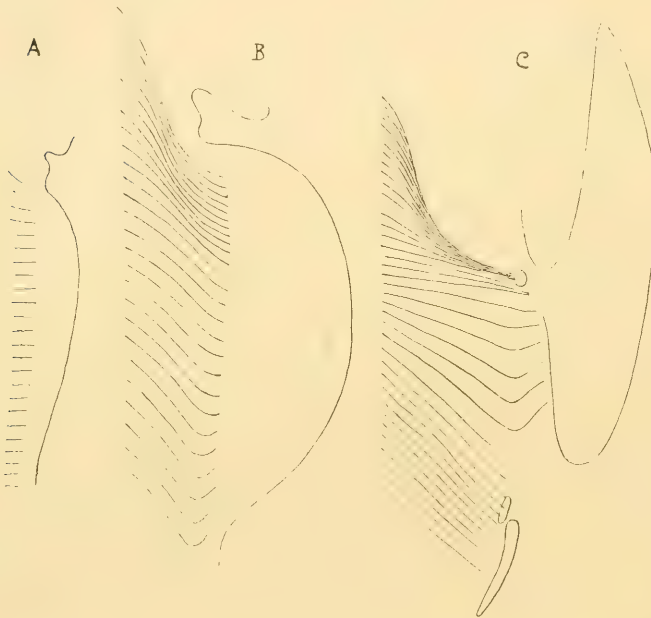
Ausser dem auf Seite 23 citierten Passus über die Nerven der Brustflosse von Pristiurus sagt Dohrn an einer anderen Stelle seiner Abhandlung: „Glücklicherweise haben wir nachweisen können, dass ganz andere und eben durchaus begreifliche Prozesse zur Plexusbildung führen, nämlich das Einbegreifen von mindestens 10, sehr häufig aber von ungleich mehr Urwirbelsegmenten und von ihnen herstammender Muskulatur in die Brust- und Beckenflossen. Jeder Urwirbel zog eo ipso den ihn versorgenden Spinalnerven mit in die Flosse hinein und da die Flossen ursprünglich zwar mit breitester Basis dem Körper aufsitzen, nachher aber an der analwärts gelegenen Cirkumferenz sich ablösen und zu der, so viele und so verhängnisvolle Irrtümer der Deutung hervorrufenden Gestalt sich ausbilden, so ergiebt sich eben mit Notwendigkeit, dass die Ansae und Plexus zustande kommen mussten, um die Nervenelemente durch die so sehr verschmälerte Basis der Extremität doch in die Flossenmuskulatur gelangen zu lassen.“

Dohrn gab also der Plexus- und Ansaebildung eine neue Erklärung, der ich jedoch nicht ganz beizustimmen vermag.

In einem früheren Abschnitt habe ich die Beziehung der Spinalnerven zu den Muskelknospen in den einzelnen Entwickelungsphasen der letzteren geschildert, ohne auf ihre gegenseitige Lagebeziehung und jene zu dem Rumpfe und der Flossenbasis näher einzugehen. Ich will jetzt diese Lücke ausfüllen.

Textfigur 1, A, B und C sind drei Schemata, welche nach genauen Prismenzeichnungen den Verlauf der die Brustflosse von Torpedo versorgenden 26 proximalen Spinalnervenäste von den Spinalganglien bis zur Flossenbasis, auf die Horizontale projiziert, veranschaulichen. Fig. A ist das Stadium der fast vollendeten Bildung der Seitenleiste. Es braucht hierzu keine

weitere Erklärung. Die Nerven ziehen alle fast rein lateral und unter sich parallel zur Flosse und zu den, zum geringeren Teil abgeschnürten, zum grössten Teil jedoch noch mit den Urwirbeln in Zusammenhang stehenden Primärknospen. Nur die proximalsten und distalsten weichen ein bischen in konvergenter Richtung zur Flossenbasis, aus der lateralen ab. An der



Figur 1.

A, B und C. Drei Schemata des Nervenverlaufes zur Basis der Brustflossen, in verschiedenen Entwickelungsstadien der letzteren.

proximalen Seite eines jeden Spinalnerven zieht ein kleiner Zweig eines Interprotovertebralgefässes.

Auf Fig. B zeigen die Nerven bereits deutlich konzentrische Anordnung zur Flossenbasis. Besonders stark ist dies an den proximalen ausgeprägt, welche hierdurch auch basal enger aneinander gerückt sind. In diesem Stadium finden wir die

proximalen Knospen bereits in ihre sekundären zerfallen, die distalsten eben abgeschnürt.

Die Ursache dieser Konvergenz der Spinalnerven zur Extremitätenbasis oder der Konzentration der Flosse, wie sie Dohrn genannt hat, führt dieser Autor also auf die Ablösung der ursprünglich breiten Flossenbasis vom Rumpf zurück. Auch Balfour erwähnt den gleichen Vorgang, allerdings ohne ihn für das Zustandekommen der Plexus und Ansae verantwortlich zu machen.

Ich hoffe, im folgenden zeigen zu können, dass ein aktives sich ablösen der Flossenbasis von der seitlichen Rumpfwand (Balfour, Dohrn) nicht stattfindet, sondern dass wir in einem anderen Prozess die Ursache der scheinbaren basalen Einengung der Flosse mit ihren Folgen zu suchen haben.

Die erste Anlage der Extremität von der parietalen Peritonealwand aus, erfolgt lateralwärts und diese Richtung bleibt auch später jene, in welcher sich die Flosse vor allem vergrössert. Es hat somit die Flosse gegen den in diesen Entwickelungsstadien vorzugsweise in der Längsachse zunehmenden Rumpf eine entgegengesetzte Wachstumsrichtung und die Folge davon ist, bei einer gewissen Wachstumsintensität, ein messbares Zurückbleiben der Flossenbasis in der Horizontalausdehnung gegenüber jenem Abschnitt des Rumpfes, in dessen Bereich die Extremität zur Anlage gelangt.

Ich will versuchen, an einem linearen Schema meine Ansicht von dem Wesen der Konzentration zu veranschaulichen.

Fig. 2 A entspricht einem Horizontalschnitt durch die Flossenbasis eines Stadiums der ersten Extremitätenanlage, in welchem sich die letztere (ich nehme dies hier so an) am Rumpfe noch über alle jene Urwirbel erstreckt, in deren Bereich sie sich bildet; an dem Schema also über 15. Die laterale Ausdehnung (b_1) der Seitenleiste ist eine sehr geringe im Vergleich zur halben Breite

des Rumpfes (b). Die Spinalnerven (blau) ziehen alle rein lateral zur Flossenbasis (punktierte rote Linie).

Fig. 2 B wäre einem älteren Stadium zu vergleichen. Der Rumpf hat in der Längsausdehnung (a) stark, in der Breite (b) nur wenig zugenommen; die Flosse hingegen hat sich vor allem lateral (b_1) entwickelt, während der horizontale Längsdurchmesser (a_1) ihrer Basis fast der gleiche geblieben ist. Mit anderen Worten: Denken wir uns die Wachstumszunahme des Körpers in der Horizontalebene bei Beginn der Flossenbildung in zwei

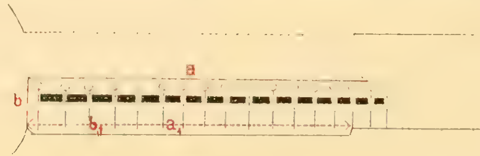


Fig. 2 A.

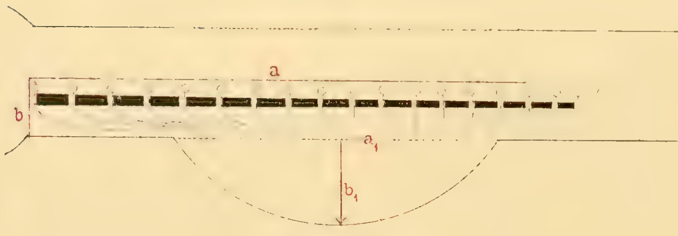


Fig. 2 B.

auf einander senkrechte Komponenten zerlegt, am Rumpfe in a und b, in der Flosse a_1 und b_1; so ist in dem Stadium der Fig. 2 A, $a = a_1$, und b_1 repräsentiert einen so geringen Wert, dass wir ihn vernachlässigen können. Mit weiterem Wachstum steigt am Rumpfe die Komponente a, in der Flossenanlage die Komponente b_1, auf Kosten von b resp. a_1, welche im Vergleiche nur wenig zunehmen. Die Folge davon ist eine Verschiebung der Flossenbasis am Rumpfe, oder wenn wir hierbei die einzelnen Segmente ins Auge fassen, ein Abrücken derselben von der Basis. — A priori möchte man annehmen, dass dieses Abrücken

proximal wie distal in gleichem Masse erfolgen müsse; dass das aber nicht der Fall ist, und auch nicht der Fall sein kann, hat seine Ursache in der proximo-distalen Anlage des Rumpfes und der Extremität. Dadurch kommt es, dass jeder weiter proximal gelegene Punkt des Rumpfes und der Flossenanlage in der Entwickelung einem distalen gegenüber voraus ist und folglich der beschriebene Vorgang an demselben früher einsetzt und so stets ein einseitiges und proximalwärts überwiegendes Abrücken der Rumpfsegmente resultieren muss. Ein Textfigur 2 A entsprechendes Stadium der Flossenentwickelung giebt es daher auch selbstverständlich nicht; ich habe es bloss theoretisch, einer einfacheren Erklärung halber, angenommen.

Das Abrücken der Rumpfsegmente von der Flossenbasis ist bis in das Stadium der völligen Entwickelung des Körpers durch die Spinalnerven kontrollierbar. Wie die Verlaufsrichtung derselben sich nach und nach ändert, ist aus den beiden Schematas und den Text-Fig. 1 A und B ohne weitere Worte ersichtlich. Aber auch an der Abgangsrichtung der Muskelknospen von den Urwirbeln sehen wir den gleichen Prozess zum Ausdruck kommen, und wie zu erwarten an den proximalen am stärksten. Es beginnt folglich die Konzentration schon vor dem Knospungsprozess während der Bildung der Seitenleiste durch das Mesoderm.

Um es noch einmal klar zu präcisieren, ich verstehe unter — Konzentration das allmähliche Zurückbleiben der horizontalen Basislänge der Flosse gegenüber jenem Abschnitt des Rumpfes, in dessen Bereiche dieselbe zur Anlage kommt — und fasse als Ursache derselben auf: Das vorwiegend in lateraler Richtung vorsichgehende Flossenwachstum.

Als nächste Konsequenz aus der Annahme eines derartigen Entwickelungsvorganges folgt der Satz:

Je stärker während der ersten Anlage, bei sonst gleichartiger Vergrösserung des Rumpfes, das laterale Wachstum der Extremität ist, um so stärker ist auch ihre Konzentration und um so geringer ihre Basislänge.

Die Folgen der Konzentration für die Flosse selbst sind an allen ihren Komponenten, den Muskelknospen, Nerven, Gefässen und Strahlen die gleichen und haben wir dieselben zum Teil bereits kennen gelernt. Sie bestehen darin, dass durch das zunehmende Wachstum der einzelnen Komponenten dieselben in der mehr konstant bleibenden Basis zusammenrücken und sich endlich unter einander verbinden. Die breiten Muskel, Nerven und Gefässanastomosen in der Flossenbasis, sowie die mehr oder weniger ausgedehnte Verschmelzung basaler Strahlenenden sind also das Resultat der Konzentration.

Gehen wir nun zu der Betrachtung eines älteren Stadiums der Textfigur 1 C über, so finden wir die eben beschriebene Konzentration der Flosse einen Schritt weiter entwickelt. Die Figur ist ein Rekonstruktionsbild des Nervenverlaufes jener Serie, von welcher die Verlaufsrichtung der Muskelknospen und die Skeletanlage in Fig. 19 und 20 ihre Abbildung fanden. Wir können dieselbe jedoch auch für die Nervenanordnung des ausgewachsenen Tieres gelten lassen, da sich dieselbe nur mehr in ganz geringem Masse ändert.

Es macht sich auf der Abbildung gegenüber der Fig. B ein auffallender Unterschied in dem Verlauf der proximalen und distalen Spinalnerven geltend. Die Ursache hiervon ist die Anlage des Schultergürtels, welche mittlerweile zwischen und vor den proximalen zur Flosse ziehenden Nerven erfolgt ist. Dieselben rücken, da ihnen von vorne her Halt geboten, in der Flossenbasis dicht aneinander und finden Einschluss in der allmählich prochondrifizierenden Skeletanlage. Um den Schultergürtel als fixen Punkt werden sie nun einerseits von dem sich

ausdehnenden Rumpfe, andrerseits von der Flosse, welche der bleibenden Form zustrebt, nach vorn gezogen und bekommen dadurch, sowohl medial wie lateral des Schultergürtels, eine Strecke weit parallelen Verlauf. Bald legen sich dann die einzelnen Nerven auf ihrem gemeinsamen Weg zur Flosse dicht aneinander, verbinden sich zu einem Längsstamm (*nc*), der als Nervus collector, dadurch seine entwickelungsgeschichtliche Erklärung gefunden hat. — Die distal folgenden drei Nerven, der Nervus collector besteht aus den proximalen 13, konvergieren gleichfalls und fallen auch noch in den Bereich der Gürtelanlage. — Ihre dorsalen und ventralen Äste finden dadurch Aufnahme in je einen kurzen Kanal, der in lateraler Richtung die Basis des distalen Gelenkkopfes durchbohrt. Die letzten 10 noch zur Brustflosse gehörigen Nerven bleiben getrennt. Sie durchbrechen etwas caudal jenes Punktes, wo sie vor ihrem Eintritt in die Flosse sich medial des Basale metapterygii gabeln, die seitliche Rumpfwand und nehmen so auf ihrem Weg zur Flosse einen S-förmig gewundenen Verlauf, dessen Krümmungen sich an den distalsten Nerven am ausgeprägtesten zeigen.

Wie aus meiner Beschreibung der Konzentration wohl zu entnehmen ist, bezeichne ich mit Horizontalausdehnung der Flossenbasis stets den Abstand zwischen dem ersten und letzten in die Flosse eintretenden Nerven und halte daher meine frühere Auffassung, welche einem anderen Gedankengang entsprach, nicht mehr aufrecht.

Über den Verlauf der Nerven in der Flosse selbst brauche ich nichts weiter zu sagen; es genügt, darauf hinzuweisen, dass dieselben sich streng in den Bahnen der Muskelknospen resp. Bündel halten, denen sie zugehören.

Die Änderung in der Wachstumsrichtung des proximalen Flossenabschnittes, welche wir mit ihren Folgen für den Muskelknospenverlauf und das Skelet kennen lernten, übt natürlich den gleichen Einfluss auch auf die betreffenden Nerven aus;

indem dieselben durch die Schultergürtelanlage sekundär unter gleiche Bedingungen gesetzt, d. h. basal dicht aneinander gedrängt wurden. So kommt es in diesem Flossenabschnitt zu identischen Bildungen im Bereiche sämtlicher Komponenten. An dem Skelete zur Entstehung des Basale propterygii, im Bereiche der Muskulatur zu der längs dem Basale hinziehenden dichteren Muskelschichte, an den Nerven endlich zur Bildung der breiten Nervenbänder, welche dorsal und ventral der Strahlen dem Basale parallel verlaufen und von denen aus entsprechend je zwei Muskelknospen lateral die einzelnen Nerven abgehen. Auf Fig. 26 ist die Auflösung des Nervus collector in der Flosse sowie die Beziehung der Spinalnerven zum Schultergürtel sichtbar.

Über den Verlauf der Gefässe der Flosse kann ich noch erwähnen, dass dieselben, ursprünglich segmental in der Seitenleiste angeordnet, mit stärkerer Konzentration basale quere Anastomosen eingehen. Nach Obliterierung des medialen Abschnittes derselben kommt es so zur Bildung von Längsstämmen, welche in gleichmässigen Interstitien lateralwärts Zweige abgeben, die immer mit den Nervenästen verlaufen.

Es sind drei Hauptstämme, die sich so bilden, und welche nun mit einem gemeinsamen Ursprungsstück aus der Aorta ihren Anfang nehmen. Dieses teilt sich medial des Schultergürtels, etwas oberhalb der Öffnung des Hauptkanals in drei grosse Zweige. Der proximale sieht nach vorn, spaltet sich wiederum in ein dorsales und ventrales Längsgefäss und läuft längs der vorderen Wand des Schultergürtels und weiter der medialen Seite des Basale propterygii entlang, sich verjüngend, bis an dessen Spitze. Regelmässig treten in Zwischenräumen von zwei Muskelbündeln Seitenzweige von diesen beiden Längsgefässen dorsal resp ventral des Basale in die Flosse und nehmen ihren Verlauf mit den gleichliegenden Ästen des Kollektors.

Das folgende mediale Hauptgefäss zieht mit dem Nervus collector durch den Schultergürtel, teilt sich gleichfalls in einen

Ast für die dorsale und ventrale Flossenseite und versorgt mit mehreren Endzweigen die Flossenmitte.

Das dritte, distale verläuft an der hinteren Wand des Schultergürtels nach rückwärts und nimmt seinen Weg mit je einem Ast durch die beiden distalen Kanäle derselben. Es versorgt das distale Sympterygium.

Alle drei Hauptstämme hängen durch zahlreiche Anastomosen ihrer Seitenzweige basal miteinander zusammen.

Zu erwähnen wäre noch, dass das grosse Gefäss des proximalen Sympterygiums in die Gestaltung des Schultergürtels bei seiner ersten Anlage mit eingreift, indem es in seinen Bereich fällt und so eine Lücke in demselben erzeugt, die nach vorn und innen von der Öffnung des Kollektor-Kanals liegt und median von einer dünnen Knorpelspange begrenzt wird, Gegenbaur's pfeilerartiges Stück.

Das Studium des Nervenverlaufes bei Mustelus bringt nichts wesentlich Neues. Von den 10 die Flossenmuskulatur innervierenden, ventralen Spinalnervenästen vereinigen sich die proximalen 5 durch die Konzentration zu einem Kollektor, die distalen 5 bleiben getrennt und zeigen auch hier S-förmig gewundenen Verlauf. Es muss das wohl auch Folge einer der Körpermedianebene benachbarten stärkeren Längsausdehnung sein, gegenüber einer geringeren der lateralen Rumpfpartieen.

Die vordersten drei Extremitäten-Nerven werden von der schmalen Schultergürtelanlage umschlossen und liegen dann in einem Kanal, der sich mit ihnen peripherwärts gabelt. Die Konfiguration dieses Kanals gestaltet sich hier etwas anders als bei Torpedo. Die drei proximalen Nerven trennen sich, dorso median der Eingangsöffnung in den Kanal von den zwei distal folgenden und treten in denselben ein, zugleich wiederum mit einem grossen Gefäss. Die dorsale Mündungsstelle derselben findet sich zwischen Basale pro- und metapterygii, hart an der Basis des ersteren; die ventrale grössere sieht mehr nach vorn

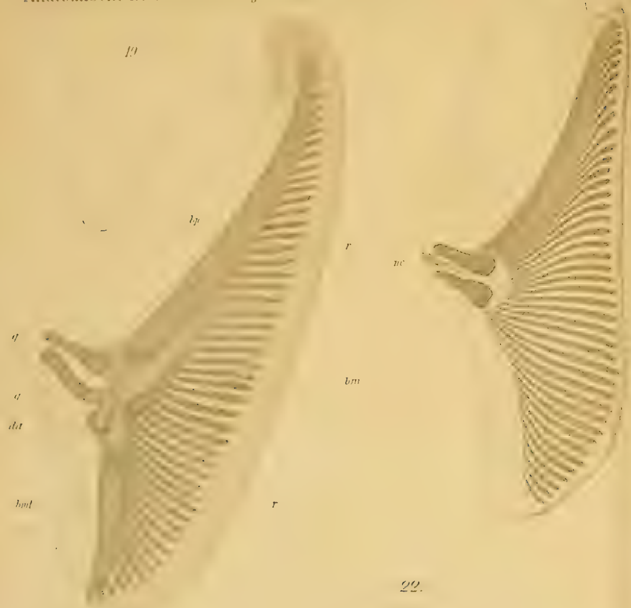
und aussen, gegen den proximalen Rand des Basale. Ein zweiter kurzer Kanal in dem Schultergürtel ist Folge eines Gefässes, das die Verbindung zwischen dem letzterwähnten und dem längs der hinteren Seite des Schultergürtels herabziehenden herstellt, indem es quer den Knorpel durchsetzt. Es ist dies wohl jene Öffnung, der Gegenbaur (15) von Scyllium und Pristiurus Erwähnung thut und welcher er mit Recht nur einen geringeren allgemeinen Wert beimisst.

Beckenflosse.

Unmittelbar im distalen Anschluss an die Brustflosse erfolgt bei Torpedo die Bildung der Beckenflosse. Ohne Unterbrechung schreitet die Anlage der Seitenleiste über sämtliche Rumpfsegmente fort und ist so zu einer bestimmten Entwickelungszeit eine Trennung zwischen den späteren beiden Flossenanlagen nicht vorhanden. Aber nur eine sehr kurze Zeit hindurch, denn sobald die Beckenflosse über die ersten ihr zugehörigen Rumpfsomiten sich äusserlich sichtbar ausdehnt, tritt die Einkerbung zwischen beiden Extremitätenanlagen auf und scheidet so, noch bevor die distale Seitenleiste ihre volle Ausdehnung über die 12 letzten Rumpfsegmente, dem 27. bis 38. incl. erreicht hat, die beiden Anlagen von einander.

Die 24 primären Muskelknospen werden in identischer Weise, wie wir sie an der vorderen Extremität beobachten konnten, von den 12 distalen Rumpf-Urwirbeln geliefert und ebenso ist der Teilungsvorgang in die beiden sekundären Knospen, sowie der während des ganzen Aktes sich abspielende Platzwechsel der Knospen derselbe.

Wir finden zunächst wiederum einen fast lateralen Verlauf der Muskelknospen und Nerven in der Seitenleiste, welchen Fig. 27, eine aus genauen Prismenzeichnungen kombinierte Abbildung, für die ersteren schematisch wiedergiebt.















Müller u Verf del et lith.

Verlag von J.F.Bergmann in Wiesbaden

Bis auf die sechs vordersten Knospen stehen alle noch mit ihren Myotomen in Zusammenhang. Gerade nun diese vordersten Knospen illustrieren sehr klar durch ihre distale Lage zu den betreffenden zugehörigen Urwirbeln das Abrücken der letzteren als Beginn der Konzentration dieses Flossenabschnittes.

Gehen wir zu dem nächst älteren Stadium der Fig. 28 über und vergleichen die Form der Flosse, so finden wir die letztere in lateraler und vor allem in distaler Richtung gewachsen und den Muskelknospenverlauf dementsprechend verändert. Die Knospen (*kn*) sind in dem hinteren Flossenabschnitt aus ihrer lateralen Richtung abgewichen und zeigen nun zur Basis distal geneigten Verlauf. Gegenüber dem gleichen Stadium der Brustflosse Fig. 13 fehlt also das proximale Wachstum, das bei jener vor allem dominiert. Auffallend wird in diesem Stadium die geringe Entwickelung der vier vordersten Knospen, welche auf dem Schnitt lange nicht mit gleicher Deutlichkeit wie die übrigen zu sehen sind. Auf diese Erscheinung mache ich hier bloss aufmerksam und komme später wieder darauf zu sprechen.

In diesem Stadium sind die primären Muskelknospen alle in die sekundären zerfallen und diese zu längeren soliden Strängen ausgewachsen. Es ist dies das gleiche Stadium, von welchem die Abbildung 16 und 17 für die Brustflosse genommen wurde und dadurch ein Vergleich für die spätere Anlage der Beckenflosse gegenüber jener gegeben.

Zwischen den sekundären Muskelknospen finden wir die erste Anlage des Skelets wie sie in Fig. 29 so getreu als möglich wiedergegeben ist. Als kontinuierliche Spange beginnt dieselbe mit einem kürzeren geraden Anfangsstück (*hb*) welches parallel der Peritonealwand zieht; wendet sich von hier aus etwas lateral und verläuft in nach aussen konvexem Bogen distalwärts. Nirgends liess auch nur der geringste Anhaltspunkt den Gedanken einer metameren Gliederung dieser Anlage aufkommen. Histologisch ist das Gewebe noch kaum als Vorknor-

pel zu bezeichnen. Nach aussen, nahe dem Flossenrand, erscheinen auf dem Schnitt einige peripher getroffene dorsale Muskelknospen (*dkn*). — Indem diese Vorknorpelspange (*pb*) proximal der Leibeshöhle oder sagen wir besser, den ventralen Abschnitten der Rumpfmyotome sich nähert, umgiebt sie drei in die Flosse eintretende Nerven und zwar dicht unterhalb ihrer Teilungsstelle, so dass der dorsale Ast eines jeden über, der ventrale durch die Skeletanlage zur Flosse verläuft.

Merkwürdig ist nun die Thatsache, dass diese drei Nerven nicht die proximalsten der Flosse sind, sondern der dritte, vierte und fünfte; oder mit anderen Worten, dass die Skeletanlage sich nicht über die ganze Länge der Flossenbasis erstreckt. Es liegen vor dem proximalen Ende der Prochondralspange, des primären Basale, noch zwei weitere Spinalnerven, serial gezählt der 27. und 28., welche im Bogen von vorne her zu den vier, früher erwähnten, schwach entwickelten ersten Knospen ziehen und selbst gleichfalls geringere Stärke zeigen.

Rekonstruiert man aus dieser Serie die Lage des primären Basale zu den Muskelknospen, so ergiebt sich eine laterale Lage desselben in Bezug auf die medialen Knospenenden, bis auf das proximale gerade Stück. Es entfernt sich die Skeletspange (*pb*) distalwärts immer mehr von der seitlichen Rumpfmuskulatur (*s*), Fig. 30 und 31. Es wäre jedoch ein Fehlschluss, würden wir die medialen Enden der Knospen dieses Stadiums homologosieren mit jenen jüngeren Stadien, bei welchen die abgeschnürten sekundären Muskelknospen eben ihr laterales Wachstum beginnen, denn die Knospen dehnen sich, wie an der Brustflosse, auch hier medianwärts aus und zwar hier noch weit energischer, so dass die dorsalen längs des Ektoderms der Rumpfwand fortwachsend in der Rückenfascie, die ventralen am ventralen Beckenabschnitt Ansatz finden.

Von dem proximalen Stück der ersten Skeletanlage setzt sich das Vorknorpelblastem ventral-ausserhalb der Rumpfmyotome

fort und umgiebt im Bogen nach hinten die ventrale Rumpfwand, dicht vor der Kloake mit dem der anderen Seite zusammentreffend, ohne dass in diesem Stadium eine völlige Vereinigung erfolgt wäre, wie Fig. 30, (*vb*) einer Querschnittserie entnommen, dies lehrt. — Zu beiden Seiten der Kloakenöffnung läuft dieses Blastem in einen kleinen Zipfel nach hinten aus, so dass dieselbe fast halbkreisförmig umgeben wird.

Ein dorsaler Fortsatz (Ilium) ist in diesem Stadium eben erst angedeutet, aber sicher nachweisbar, da derselbe an seiner Basis den vierten Spinalnerven der Flosse bereits umschliesst. Fig. 30 (*db*).

Wie bei der Brustflosse beginnt auch an der Beckenflosse von diesem primären Basale aus die Strahlenbildung, nur mit dem Unterschied, dass zwischen den vier proximalsten Knospen keine solchen zur Anlage gelangen.

Es ist das ein Befund von der grössten Bedeutung, insofern er die Beckenflosse im Vergleiche zur Brustflosse als reduzierte Anlage erkennen lässt.

Verfolgen wir eine Horizontalschnittserie dieses Stadiums in dorso-ventraler Richtung durch, so treffen wir zunächst in Urnierenhöhe die, längs dem Ektoblast, zwischen diesem und den Rumpfsomiten dorsal fortgewachsenen Muskelknospen querdurchschnitten. Auf den folgenden Schnitten fallen dieselben allmählich mehr mit ihrer Längsachse in die Schnittebene und bieten das in Fig. 32 gezeichnete Bild. Bei (*db*) ist zugleich der dorsale Beckenfortsatz in seinem obersten Ende getroffen und zeigt hier noch erstes Prochondralgewebe. Von den sichtbaren 24 dorsalen Muskelbündeln (*dkn*) liegen die vier vordersten dicht aneinander und sind nicht so scharf begrenzt wie die übrigen. Successive erscheinen, da die Schnittrichtung nicht rein horizontal geht, die Spinalnervenäste oberhalb ihrer Teilung. Aus den folgenden Schnitten habe ich nach genauen Prismenzeichnungen den Knospenverlauf, sowie die Skeletanlage auf die horizontale

projiziert und in Fig. 33 und 34 dargestellt. Es ist dies nötig, da bei der stark geneigten Lage der Muskelbündel zu dem Skelet beide auf einer Serie nicht in ihrem Längsverlauf getroffen werden können.

Schon bei Betrachtung der äusseren Flossenkontur der Fig. 33 springt die Abflachung des proximalen Abschnittes in die Augen. so dass es den Anschein gewinnt, als ob die Extremität erst mit der stärkeren Ausladung begänne. Leicht lässt sich aber aus dem Nervenverlauf der Anordnung der Muskelknospen und überhaupt durch einen Blick auf jüngere Stadien die Angehörigkeit dieses vordersten Teiles zur Flosse erweisen. Die Ursache dieser Abflachung ist Folge der in lateraler Richtung nur wenig entwickelten vorderen vier Knospen, welche aber erst auf weiter dorsal resp. ventral gelegenen Schnitten zu sehen sind und sich hier deutlich in ihrer Zahl erkennen lassen, welche durch die Innervation ausser allen Zweifel gesetzt wird. Die übrigen Muskelknospen im Bereiche der freien Extremität sind entsprechend der Flossenform zu langen Strängen ausgewachsen und die stärker geneigte Lage der distalen zur Basis, gegenüber dem vorigen Stadium zeigt eine weitere Ausdehnung der Extremität in dieser Richtung an. Der dorsale Beckenfortsatz (*db*), gerade an seiner Basis durchschnitten, ist hier histologisch etwas weiter differenziert und schärfer begrenzt. Betrachten wir das Bild der Skeletanlage dieses Stadiums Fig. 34, so sehen wir, dass die von dem primären Basale auswachsenden Strahlen sich in den Bahnen der betreffenden Knospen halten. Dieselben sind in grosser lateraler Ausdehnung vorhanden und das Basale durch ihre Konkrescenz weiter gebildet. Die ganze Skeletanlage ist aber noch völlig einheitlich und nur an der Peripherie jener Stellen, an welchen später eine Trennung erfolgt, bemerkt man den ersten Beginn des folgenden Reduktionsvorganges, welcher die Abgliederung des Beckengürtels von den Flossenskelet-Basalia bewirkt.

Gehen wir nun zu den Strahlen selbst über, so finden wir 17 deutlich entwickelt und an Länge distalwärts abnehmen. Proximal des ersten freien Strahles geht von dem vorderen Ende der basalen Skeletspange ein, nur distal schärfer begrenztes Vorknorpelblastem (*bp*) nach aussen, verbreitert sich hier etwas und endet im Bereiche der 5., 6. und 7. dorsalen und ventralen Muskelknospen. Bei genauer Durchsicht der Serie erkennt man die schärfere distale Begrenzung als hinteren Rand eines Strahles, der der 7. Muskelknospe angehört und in dem Blastem lateral deutlich sichtbar wird.

Schärfer markiert sich gegen früher das der Peritonealwand parallel verlaufende, horizontale, vordere Stück der ersten Anlage, durchbrochen von drei, dasselbe in schiefer Richtung von innen und oben nach unten und aussen durchsetzenden Nervenlöchern. Proximalwärts hat dasselbe einen schmalen Fortsatz getrieben, die erste Anlage eines proximalen Beckenfortsatzes (*prb*). Derselbe ist jedoch noch weit weniger differenziert als der proximale Abschnitt der basalen Spange, von welcher er seinen Ausgang nimmt[1]).

Die der Skeletanlage der freien Extremität folgenden Schnitte bringen zunächst die Spinalnervenäste für die ventralen Muskelknospen, diese selbst und endlich ihre median ausgewachsenen Enden, welche an das ventrale Stück der Gürtelanlage hinstreben. Letzteres fällt succesive weiter distal in den Schnitt, bis zu seiner Vereinigung mit dem der anderen Körperhälfte, welche jetzt breit erfolgt ist.

In dem älteren Stadium der Fig. 35 kurz vor Beginn der Verknorpelung, ist der Reduktionsprozess, den wir in seinen Einzelheiten schon bei der Brustflosse kennen lernten, in vollem Gange und gliedert das nunmehr als Becken zu bezeichnende

1) Die Ansicht v. Davidoffs, diesen proximalen Beckenfortsatz der Haie als Iliumfortsatz anzusprechen, wird durch die Entwickelung unhaltbar.

vordere gerade Stück der ursprünglich gemeinsamen Anlage von dem übrigen Skelet der Flosse ab. Von den dem Becken angehörigen drei Fortsätzen war bloss der ventrale schon bei der ersten Entstehung des Skeletes in seiner späteren Form gebildet; die beiden übrigen, der dorsale wie proximale, aber noch im Werden. Ersterer reicht jetzt bis in die Höhe der Urniere und ist allseitig scharf begrenzt, letzterer zeigt gegenüber dem früheren Stadium ein anderes Bild. Es beruht dies auf einem ausserordentlichen Wachstum in proximaler Richtung. Von dem vorderen Umfang des horizontalen Beckenstückes (*hb*) entspringend, zieht derselbe mit einer geringen ventralen Neigung nach aussen von den Rumpfmyotomen und der Peritonealwand parallel nach vorn und endet als dichteres Zellblastem ohne genaueren histologischen Charakter noch vor dem Vorspringen der äusseren Flossenkontur im Bereiche jenes Myotoms, das die beiden ersten Knospen für die hintere Extremität bildete.

In der Flosse selbst sind nun sämtliche Strahlen der definitiven Form nachweisbar. Das in dem vorhergehenden Stadium beschriebene Vorknorpelblastem dokumentiert sich mit zunehmender lateraler Ausdehnung nun deutlich als Verschmelzungsprodukt dreier Strahlen, von denen der dritte, also den beiden 7. Muskelknospen angehörig, mit einem grösseren freien Ende sichtbar wird, während die beiden ersten, der 5. und 6. Knospe entsprechend, durch eine sichtbare Kerbe an ihrem lateralen Rand eben ihr selbständiges getrenntes Wachstum beginnen.

Der vierte Strahl endet basal in der der Reduktion anheimgefallenen Skeletpartie, schlägt sich aber noch, wie ältere Stadien lehren, zu dem distalen Stück, welches nun als Basale metapterygii mit 17 Strahlen in Verbindung steht, während das Basale propterygii als Verschmelzungsprodukt dreier Strahlen in seiner Weiterbildung von der kontinuierlichen ersten Anlage aufgefasst werden muss.

Die Artikulationsflächen zwischen den Basalia und dem

Becken werden, wie bei der Brustflosse, gleichfalls durch den Reduktionsvorgang gebildet.

Von dem primären Basale fällt auch bei der Beckenflosse der grösste Teil dem Basale metapterygii, ein kleinerer dem Basale propterygii zu. Will man hierin einen Vorzug des ersteren Basale den übrigen Skeletstücken der freien Extremität gegenüber erblicken, so ist nichts dagegen einzuwenden; aber ein prinzipieller Unterschied liegt selbstverständlich dabei nicht vor.

So gross die Übereinstimmung dieser Vorgänge mit denen der Genese der Brustflosse ist, so ist andrerseits ein wichtiger Unterschied doch darin gegeben, dass die Summe der Strahlen der Beckenflosse nicht mehr kongruent ist der Summe der Muskelknospen. Wie schon ein Zahlenvergleich derselben und andrerseits ein Blick auf ihre gegenseitige Lage erkennen lässt, bleibt die Strahlenbildung zwischen den vier proximalsten Knospen aus. Es ist dieser Befund deshalb von grosser Bedeutung, weil er einerseits die Richtung der beginnenden Reduktion anzeigt, andrerseits die Beckenflosse von Torpedo gegenüber der Brustflosse als früher modifiziertes Organ auffassen lehrt. Man kann hieraus ersehen, wie vorsichtig man sein muss mit der Verleihung des Attributes „primitiv“, welches die Beckenflosse in vielen Fällen vielleicht mit Unrecht führte. Es kann ein Organ, wie ich glaube, in einer Richtung primitive, in der anderen hoch differenzierte Verhältnisse zeigen, und aus einem einzelnen Befunde ist ein allgemeiner Schluss nicht statthaft. Ich stimme in der Frage, ob die vordere oder hintere Extremität die primitivere sei, vollkommen Dohrn zu, wenn er auf S. 184 seines oft citierten opus sagt: „wir brauchen keine Doktrin über Konservativismus der hinteren und Progressismus der vorderen Extremität. Nichts wird dadurch gewonnen und klarer.“

Untersucht man die Muskulatur der Flosse in diesem Entwickelungsstadium, so hat dieselbe etwas kompliziertere Anordnung gewonnen durch die Anheftung am Skelete. Die allmäh-

liche Änderung im Bereiche der Knospen habe ich in folgenden Schematas skizziert.

Die erste Figur zeigte den Beginn des medialen Wachstums der dorsalen und ventralen Sekundärknospen zur Zeit der ersten Skeletanlage. Die zweite, die Annäherung der Bündel an das Skelet und die dadurch eingeleitete Trennung derselben in zwei Abschnitte. Fig. C endlich die Vollendung dieser Trennung in die definitive Anordnung. Es bildet sich hierdurch an den dorsalen Muskelbündeln eine superficielle Schichte, welche ihren Ursprung von der Rückenfascie nimmt, und von hier aus zu der tieferen Schichte, d. h. zu den auf den Strahlen ver-

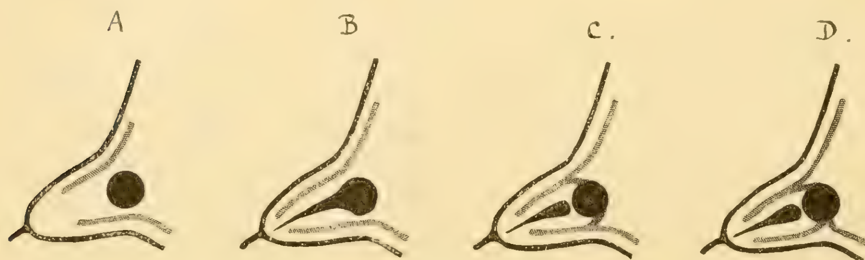


Fig. 3.

laufenden Muskelbündeln zieht; letztere entspringen von dem Basale metapterygii, dem horizontalen Beckenstück der Basis und Aussenfläche des dorsalen Fortsatzes. — Die gleichen zwei Schichten finden wir an der ventralen Muskulatur. Hier setzt sich die superficielle, an dem ventralen und horizontalen Beckenstück, sowie an dem proximalen Fortsatz des letzteren an, während die tiefe Schichte auf der ventralen Seite des Skeletes die gleiche Ursprungslinie wie die dorsale zeigt, nur dass hier auch noch die Basis des proximalen Beckenfortsatzes in ihren Bereich fällt.

Die proximalsten vier Muskelknospen, zwischen denen die Strahlenbildung ausbleibt, entwickeln sich in ganz der gleichen

Weise wie die übrigen, nur dass natürlich eine Trennung in zwei Schichten unterbleibt. Durch kein Skelet getrennt, verbinden sich dorsale und ventrale Knospen an ihren lateralen Enden untereinander und heften sich an den vorderen Rand des Basale propterygii. Median hingegen finden die dorsalen in der Rückenfascie Ansatz und schliessen sich der superficiellen Schichte der übrigen dorsalen nach vorne zu an; die ventralen heften sich an den Processus praepubicus. Die dorsalen sind hierdurch zu Hebern und Vorwärtsziehern, die ventralen vorwiegend zu Vorwärtsziehern des Basale propterygii geworden und äussern ihre Wirkung auf die ganze Flosse durch Ausbreitung derselben.

Die sekundären Prozesse am Skelete, welche weiterhin sich geltend machen und demselben die aus der ausgebildeten Flosse bekannte Form verleihen, übergehe ich als unwesentlich und in Nichts von der Brustflosse verschieden. Aufmerksam möchte ich noch darauf machen, dass die Bildung des Propterygiums an der Beckenflosse Schwankungen unterworfen ist. Bei der Präparation erwachsener Tiere fand ich bald drei, bald auch bloss zwei Strahlen an dem Basale desselben nachweisbar, und das Metapterygium in diesen Fällen um einen Strahl reicher.

Einen Vorgang will ich noch kurz beschreiben, welcher die wesentliche Formdifferenz der männlichen und weiblichen Beckenflosse bedingt und mit beginnender Strahlenbildung sichtbar wird. Während von dem distalen Ende des primären Basale zwischen sämtliche Muskelknospen dieses Abschnittes der weiblichen Beckenflosse Strahlen zur Ausbildung gelangen, ist dies an der männlichen nicht der Fall. Hier zieht an Stelle der drei letzten Strahlen von dem distalen Ende des Basale metapterygii, in ähnlicher Weise wie bei der Bildung des Propterygiums, ein Vorknorpelblastem nach hinten und endet zwischen den distalen drei, dorsalen und ventralen Knospen. Aber auch von diesen sind die beiden letzten nicht mehr so scharf getrennt, als die übrigen der Flosse.

Aus diesem Blastem bilden sich mit weiterer Entwickelung noch zwei Strahlen aus und zugleich beginnt sich das distale Ende des Basale zwischen dem 16. und 17. Strahl abzugliedern.

Dieser distale Skeletabschnitt besteht nun aus drei Strahlen, von denen der letzte und stärkste in rein distaler Richtung verläuft und durch weiteres Wachstum zu dem Hauptträger des Begattungsorganes wird, Fig. 35 (r^*). Proximal desselben finden sich noch zwei weitere Strahlen, von denen aber nur der vordere derselben gleiche Stärke mit jenen des Metapterygiums zeigt, während der mittlere in diesem Stadium eben erst als dichtere Zellsäule sichtbar wird (r^0) und auch in der fertigen Flosse den anderen gegenüber nur geringere Ausbildung besitzt.

Verglichen mit der weiblichen Flosse fehlt also dem Skelete der männlichen der 19. oder vorletzte Strahl; ob derselbe mit dem letzten verschmolzen den Träger des Begattungsorganes bildet, vermochte ich nicht zu entscheiden. Die Anordnung der Muskelbündel in diesem Stadium und auch an der fertigen Flosse sprechen jedoch mehr für eine Reduktion derselben und nicht für die Konkrescenz mit dem letzten. Das 19. dorsale und ventrale Bündel verschmelzen nämlich ihrer Länge nach miteinander, umschliessen einen dazwischen gelegenen dichteren Zellstrang und liegen so zwischen den beiden letzten Radien der Flosse. Der 18. Strahl wird dadurch lateral verdrängt, rückt dicht an den vorhergehenden und beide ziehen nun in nach aussen konvexem Bogen über diese Muskelmasse, indem sie mit ihren distalen Enden (die sich später auch nicht dichotomisch teilen) gegen den Hauptstrahl des Begattungsorganes konvergieren, und dadurch in innige Beziehung zu demselben treten.

Es entsteht durch diesen Verlauf der Strahlen eine grössere Divergenz des ersten zum Begattungsorgan gehörigen und des letzten metapterygialen Strahles, welche an der Flosse des erwachsenen Tieres sehr auffallend in Erscheinung tritt.

Die Muskelbündel dieser beiden sich dicht anliegenden Strahlen des Begattungsorganes verschmelzen gleichfalls untereinander; zeigen aber sonst kein differentes Verhalten von den übrigen der Flosse.

Die beiden letzten sekundären Knospen jedoch gewinnen mit dem ihnen zugehörigen Strahl an Stärke und umgeben denselben schliesslich auch auf seiner Aussenseite. Durch ihr mediales Wachstum, welches die Mitte des Basale metapterygii an seiner strahlenfreien Seite trifft, werden sie, nach Ansatz an demselben, zu dem Adduktor des Begattungsorganes.

Das weitere Wachstum der letzteren, welches der männlichen Flosse ihre charakteristische Gestalt giebt, bringt bloss räumliche Vergrösserung des schon vorhandenen, ohne wesentliche Aenderung.

Die zum Schlusse dieses Kapitels über die Torpedo-Beckenflosse nötige Betrachtung des Nervenverlaufes derselben, führt uns zugleich auf den Konzentrationsvorgang und seine Folgen. Derselbe ist wegen der kleineren Zahl der, an der Bildung der Beckenflosse teilnehmenden Segmente und wegen des geringeren lateralen Wachstums der Flosse, nicht so auffallend wie an der Brustflosse.[1])

Einigermassen aufgewogen werden diese beiden, der Konzentration entgegenstehenden Faktoren durch das stärkere Längswachstum der medialen Rumpfpartie an ihrem distalen Ende, welches durch Präparation sich messbar nachweisen lässt, an den fast doppelt so hohen Wirbelkörpern dieses Abschnittes gegenüber proximal gelegenen. Dieses Verhalten wird in der Entwickelung aber erst spät erzielt und zur Zeit der Bildung des Skeletes ziehen die Nerven alle getrennt in fast gleichen Inter-

[1]) Bei meinen Beobachtungen mache es mir den Eindruck, als ob auch der vor der Brustflosse liegende Kopf durch seine Konfiguration an der stärkeren Konzentration der Brustflosse mit Schuld trage.

stitien durch die Flossenbasis. Den Einschluss des ventralen Astes des 3., 4. und 5. Flossennerven in das horizontale Beckenstück, sowie des dorsalen Astes des 4. in die Basis des Processus dorsalis habe ich schon erwähnt. Die distal folgenden 7, gabeln sich alle medial des Basale metapterygii in ihre beiden Äste für die dorsale und ventrale Flossenmuskulatur. Fig. 31.

Der Hauptunterschied gegenüber der Brustflosse beruht auf dem Mangel eines Nervus collector. Die Nerven ziehen allerdings konvergent und die vordersten in ausgesprochen proximodistaler Richtung zur Flosse, aber sie bleiben dennoch alle auf ihrem Weg untereinander getrennt, wie Textfigur 1 C dies veranschaulicht.

In der Flosse selbst verlaufen die einzelnen Nerven mit den zugehörigen Muskelbündeln, genau wie in der Brustflosse.

Über die Entwickelung der Beckenflosse von Mustelus habe ich bloss wenig Neues zu sagen. Wie viel Somiten die Muskulatur derselben liefern, konnte ich in den Stadien der ersten Knospenbildung nicht mit Sicherheit bestimmen. Die Zählung der letzteren ist eine so schwierige, dass die gefundene Summe zwischen 24 und 20 schwankte. Weniger als 10 und mehr als 12 Urwirbel kommen aber wohl nicht in Betracht. Ich suchte dann aus älteren Stadien, bei denen das Skelet vorhanden und die Nerven deutlich zu verfolgen sind, hierüber Aufschluss zu erlangen und wirklich war das Resultat hier besser.

Wie bei Torpedo bilden sich von dem primären Basale aus 20 Strahlen, von denen die proximalen zwei oder drei, durch ihre Verschmelzung das Basale propterygii bilden, während die übrigen 17 oder 18 dem Metapterygium angehören.

Das proximale gerade Stück der ersten kontinuierlichen Skeletspange ist kürzer als das von Torpedo und umgiebt einen einzigen Nerven. Nach vorne zu setzt es sich in den hier kür-

zeren und gedrungeneren Processus praepubicus, dorsal in den bloss durch eine flache knopfförmige Erhöhung gekennzeichneten dorsalen Beckenfortsatz fort. Die ventrale Gürtelspange ist schmäler und steiler ventral gestellt als bei Torpedo, so dass die beiderseitige Vereinigung eine Strecke weit vor der Kloake erfolgt.

Der Muskelbündelverlauf ist nach Ansatz am Skelete ein etwas abweichender von Torpedo in der Hinsicht, dass die ventralen Bündel dadurch in zwei völlig getrennte Abschnitte, einen medialen und einen lateralen zerfallen, Textfigur 3 D. (v. Davidoffs pelvico- und septobasale Fasern einerseits und basio-radiale Fasern andrerseits.) Ein zweiter Unterschied ist der, dass die medial ausgewachsenen ventralen Bündel nicht alle, wie bei Torpedo, am Skelete Ansatz finden, sondern eine gewisse Zahl von distalen zwischen Kloake und ventraler Gürtelspange gemeinsamen Halt in einer Fascie finden (septo-basale Fasern v. Davidoffs). Wie bei Torpedo, finde ich auch bei Mustelus vor dem Basale propterygii noch weitere Muskelbündel, (meistens glaubte ich gleichfalls je vier zählen zu können), von denen die dorsalen von der Rückenfascie, die ventralen von dem vorderen Beckenfortsatz entspringen, latero-distal gegen das Basale propterygii konvergieren, sich kurz vor demselben vereinigen und sich hierauf gemeinsam an dessen vorderen freien Rand ansetzen.

Fand ich so, in Übereinstimmung mit der Torpedobeckenflosse, eine grössere Zahl von Muskelbündel als Strahlen, so ging nun mein Bestreben dahin, auch an der Nervenzahl diesen Befund zu bestätigen. Jener einzige in die Skeletanlage fallende proximale Flossennerv, welcher die beiden vorderen dorsalen und ventralen Muskelbündel des Propterygiums versorgt, ist nicht zugleich der vorderste oder erste Flossennerv. Sicher gelang mir der Nachweis eines, höchst wahrscheinlich auch noch der eines zweiten, proximal desselben gelegenen feinen

Spinalnervenastes, welcher die schon erwähnten vordersten Muskelbündel innerviert. Ist die Annahme eines zweiten richtig, so treffen wir bei Mustelus und Torpedo das völlig gleiche Verhalten in Bezug des Strahlen-Ausfalles zwischen den vier ersten dorsalen und ventralen Sekundär-Knospen. Die distalen 9 Flossennerven gabeln sich, wie immer, medial des Basale metapterygii in ihre beiden Äste für die dorsale und ventrale Muskulatur. —

Verfolgen wir an einer Serie eines älteren Stadiums, an welchem die sekundäre Gliederung des Skeletes eben beginnt, oder durch Präparation eines erwachsenen Tieres, den Nervenverlauf zur Flossenbasis, so finden wir eine auffallende Differenz gegenüber dem von Torpedo. Es äussert sich dieselbe in der stärkeren Konzentration der Flosse, welche zu der Bildung eines Kollektors einiger proximaler Äste führt.

Die Ursache dieser stärkeren Konzentration kann weder eine grössere Zahl von Segmenten sein, über welche sich die Flossenanlage erstreckt, noch kann ein stärkeres laterales Flossenwachstum daran Schuld tragen, dieselbe liegt einzig und allein in der weit stärkeren Längsausdehnung des Rumpfes, namentlich seiner medialen Partieen, welche an den viel höheren Rumpfwirbelkörpern dieses Squaliden, Torpedo gegenüber, zum Ausdruck gelangt (bei, so viel ich fand, gleicher Zahl derselben). —

Die vordersten, noch zur Beckenflosse gehörigen Spinalnervenäste, dringen weit proximal der Flossenbasis in die Rumpfmuskulatur ein, senden einen Zweig in dieselbe und wenden sich nun nach hinten ihrem Bestimmungsgebiet, den zugehörigen Muskelknospen (resp. Bündel) der Flosse zu. Dieser gemeinsame Weg vereinigt sie zu einem Längsstamm, der, wie v. Davidoff richtig sagt, zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie verläuft. Es ist also auch bei den Squaliden der von v. Davidoff durch feinste Präparation nachgewiesene Nervus collector der Beckenflosse die unmittelbare Folge der Konzentration.

Nach v. Davidoff bilden bei Akanthias 9 ventrale Spinalnervenäste den Nervus collector und weitere 8 ziehen direkt in die Flosse. Die Gesamtzahl der Extremitätennerven wäre hiermit bei diesem Selachier 17 und dementsprechend müssten sich 34 dorsale und ventrale Muskelbündel finden. Stellen wir aber dieser grossen Zahl die Summe der Strahlen mit 20 (wie bei Torpedo und Mustelus) entgegen, so wäre bei Akanthias ein Ausfall von 14 Strahlen zu konstatieren, was sich mit dem bei Torpedo und Mustelus gefundenen nicht recht in Einklang bringen lässt. Leider stand mir kein hinreichendes Material zur Verfügung, um mir hierüber Aufklärung verschaffen zu können. Es könnte sich ja bei den Anastomosen der vordersten Nerven vielleicht nur mehr um Reste aus einer früheren Zeit handeln, wie schon Balfour meinte, in der die horizontal ausgedehntere Flosse sich über eine grössere Zahl von Metameren erstreckte; wofür vielleicht auch die grössere Strahlenzahl der Notidaniden-Beckenflosse spricht.

In Bezug auf das Flossenskelet wäre noch erwähnenswert, dass an der männlichen Beckenflosse von Mustelus bei der Bildung des Begattungsorganes kein Strahl verloren geht und dass die letzten beiden Muskelbündel, nicht wie bei Torpedo, durch ihr medianes Auswachsen die Mitte des Basale metapterygii erreichen, sondern sich vielmehr an dessen distalem Ende ansetzen.

Aus einer vergleichenden Betrachtung der Brust und Beckenflossengenese ergiebt sich die Gleichartigkeit beider während ihrer ersten Entwickelung, bis zu dem Zeitpunkt der ersten Skeletbildung, inklusive dieser.

Bei beiden finden wir als erstes Zeichen ihrer Entstehung die Bildung der Seitenleiste und ektoblastischen Seitenfalte. In gleicher Weise spielt sich die Entwickelung der Flossenmuskulatur ab und ebenso sind bei beiden das Verhalten der Spinalnerven und die erste Anlage des Skeletes im Wesen dieselben

und führen uns zu der Annahme einer prinzipiellen Übereinstimmung beider Extremitäten. Aber nicht nur die vordere und hintere Extremität eines Tieres, sondern auch die aller untersuchten Selachier müssen wir dem gleichen Bauplan unterordnen, wenngleich sich auch schon bei der ersten Anlage Differenzen ergeben, welche es gestatten, auf die Frage nach der Ursprünglichkeit derselben Antwort zu geben.

Dass die erste in einem gewissen Stadium kontinuierliche Seitenleiste bei Torpedo den Gedanken erweckt, oder sagen wir zu der Annahme berechtigt, dass die paarigen Flossen Überbleibsel einer langgestreckten über den ganzen Rumpf sich ausdehnenden einheitlichen Flosse seien, hat schon Balfour (3 und 4) hervorgehoben und seit Dohrn's Publikation (12) ist diese Ansicht wohl die allein herrschende geworden.

Aber wie ich zeigen konnte, findet diese Kontinuität der Extremitätenanlage bei Torpedo nicht nur in der Seitenleiste ihren Ausdruck, sondern äussert sich in gleicher Weise auch bei der Bildung der Flossenmuskulatur, indem kein Rumpfmyotom von der Knospenbildung ausgeschlossen wird, und was das wichtige ist, die Produkte derselben in den fertigen Flossen noch vollzählig nachweisbar sind. Auch bei Pristiurus und Scyllium produzieren ja, wie Dohrn nachgewiesen, die zwischen den beiden Flossenanlagen befindlichen Rumpfurwirbel Muskelknospen und erinnern dadurch an eine ursprüngliche über den ganzen Rumpf sich erstreckende Flossenanlage; aber dieselben gehen bald wieder zu Grunde und verschwinden völlig. Es erhalten sich in den paarigen Flossen der meisten Squaliden nur eine bestimmte Zahl von Knospen, welche aber geringer ist als die doppelte Summe der Rumpfmyotome oder Rumpfsegmente.

Aus diesen Gründen nehmen bloss bei Torpedo sämtliche Spinalnerven des Rumpfes an der Innervation der Flossenmus-

Verlag von J.F. Bergmann in Wiesbaden

kulatur Teil, während bei den anderen Formen (wohl allen Squaliden) eine Reihe zwischen den Extremitätenanlagen gelegener hiervon ausgeschaltet wird.[1])

Es repräsentiert also in Bezug auf die erste Anlage der Flossen, ferner in Bezug auf die Muskulatur und ihre Innervation, Torpedo das primitivere Verhalten gegenüber Pristiurus, Scyllium und Mustelus und ich gehe wohl mit der Behauptung nicht zu weit, dass wir in den frühen Embryonalstadien der paarigen Flossen von Torpedo die primitivste embryologisch bekannte Form der Wirbeltierextremitäten vor uns haben.[2]) — Die Grösse der Muskelknospen, der lange Zusammenhang derselben mit ihren Urwirbeln, die Stärke der sie innervirenden Spinalnervenäste, die geringe Differenzierung der Muskulatur in späteren Stadien sprechen auch zu Gunsten dieser Ansicht. Aber nicht nur bei Torpedo, sondern auch bei Raja asterias (1—35) (36—50) und Trygon pastinacca (1—54) (55—71) beteiligen sich wie aus diesen Zahlen der Spinalnerven für Brust- und Beckenflosse hervorgeht, sämtliche Spinalnerven an der Extremitäteninnervation. Ich verdanke diese Angaben Herrn Dr. Zimmermann, welcher dieselben durch genaue Präparation erwachsener Tiere gewonnen hatte und sie mir zur Benützung in liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte. Es scheinen darnach die Rochen in dieser Hinsicht allgemein ein sehr primitives Verhalten zu bewahren. Bei Trygon muss ausserdem an der Beckenflosse gleichfalls eine Reduktion proximaler Flossenstrahlen eingetreten sein, denn die Zahl von 30 Strahlen (♀) steht einer Nervenzahl von 16 gegenüber.

---

1) Es sind die Anastomosen ventraler Spinalnervenäste zwischen den beiden Extremitätenanlagen wohl auf die gleiche ursächliche Genese, wie die Abortivknospen der Urwirbel zurückzuführen.

2) Dass ich selbstverständlich die Rochenbrustflosse in Bezug auf ihre definitive Form nicht für etwas primitiver halte, brauche ich wohl kaum zu erwähnen.

Eine völlige Übereinstimmung finden wir bei der ersten Anlage des Skeletes der Brust- und Beckenflosse. Hier wie dorten handelt es sich um ein noch wenig scharf differenziertes Blastem, das im Bereich der basalen Enden der Muskelknospen auftritt und an seinem vorderen Ende die Rumpfwand ventral und dorsal ausserhalb der Myotome partiell umgiebt und die in seinen Bereich fallenden Nerven und Gefässe in sich einschliesst.

Als ich das Stadium der ersten Skeletbildung untersuchte, fand ich nirgends auch nur die Andeutung einer Zusammensetzung aus einzelnen getrennten metameren Stücken, wie Dohrn dies für Pristiurus beschrieb. Ich dachte zunächst an eventuelle sekundäre Prozesse der vielverschrieenen Rochenbrustflosse und wandte mich der, von den meisten Autoren als konservativeren Bildung gerühmten Beckenflosse zu; aber wie erwähnt, auch hier vergebens. — Ich muss mich also in dieser Hinsicht auf Seite Balfours stellen und sagen, dass in der Ontogenese der paarigen Flossen der Selachier kein Beweis für eine ursprüngliche Flossenform mit einzelnen getrennten Strahlen mehr vorliegt; dass diese primitive Form in einer früheren phylogenetischen Periode nichtsdestoweniger einmal vorhanden war, will ich damit durchaus nicht bestreiten, im Gegenteil! Doch liegt diese Zeit in der Stammesgeschichte offenbar so weit zurück, dass sich hierin in der Ontogenie bereits eine abgekürzte Entwickelung geltend macht.

Der Nachweis der früheren Existenz einer solchen Skeletform liegt aber nicht in der Entwickelung der paarigen, sondern der unpaaren Flossen, welche das primitive Verhalten teilweise bewahrten.

Selbst durch paläontologische Forschung ist, so viel mir bekannt, bis zur Zeit keine Brust- oder Beckenflosse gefunden worden, die ein aus vollkommen getrennten Strahlen bestehendes Skelet aufweist.

Was den proximalen Teil der ersten Skeletanlage der paarigen Flossen betrifft, welcher sich später als Schulter- und Beckengürtel abgliedert, so können wir auch hier eine weitgehende Übereinstimmung beider vertreten. Ich stimme Wiedersheim vollkommen bei, wenn er auf Grund der gleichen Anlage derselben, homologe Verhältnisse bei beiden konstatiert. Nach ihrer Entwickelung müssen wir den zunächst an das Skelett der freien Extremität angrenzenden, sowie ventralen Abschnitt beider Gürtelhälften als den phylogenetisch älteren, den dorsalen für den phylogenetisch jüngeren erklären.

Das gleiche hatte schon Wiedersheim für den Beckengürtel ausgesprochen, während in Bezug des Schultergürtels unsere Ansichten, wie erwähnt, auseinandergehen. — Der dorsale Abschnitt (Pars scapularis) nimmt an der Brustflosse grössere Dimensionen an als an der Beckenflosse (Pars iliaca), zeigt aber auch hier ein allmähliches Werden bis zu seiner definitiven Form und Grösse; während der ventrale Teil beider Extremitätengürtel sofort mit der ersten Skeletanlage fast in seiner ganzen Ausdehnung erscheint. —

Wie aus meinen Resultaten hervorgeht, befinde ich mich in der Schulter-Beckengürtelfrage nicht auf Seite Dohrns, welcher jede Homodynamie beider leugnet, während ich sie ihnen im weitesten Sinne zuerkennen muss.

Dohrn schreibt in seinem Nachtrag zu seiner Studie VI auf Seite 181: „Es ist nicht richtig, dass sich Schultergürtel und Schulterflosse als ein Kontinuum anlegen. Im Gegenteil, der Schultergürtel hat vom Hause aus nichts mit der Schulterflosse zu schaffen, es ist vielmehr eine Angliederung, nicht eine Abgliederung, welche stattfindet. Ganz im Gegenteil hierzu steht die Beckenflosse, an welcher kein Teil besteht, der homolog oder homodynam mit dem Schultergürtel wäre. Es ist nur Schein, wenn von einem Beckengürtel gesprochen wird: es giebt —

wenigstens nach den bisherigen Befunden bei Embryonen — nichts, was auf Gleichwertigkeit mit dem Schultergürtel Anspruch erheben könnte. — Die knorpeligen Teile des sogenannten Beckengürtels resultieren nur aus Verschmelzung der basalen Portionen der Flossenstrahlen der Beckenflosse; — die knorpeligen Teile des Schultergürtels dagegen sind von den Flossenstrahlen der Brustflosse gänzlich unabhängig und existieren bereits, ehe die letzteren angelegt werden.“

Ich brauche meinen konträren mit Wiedersheim übereinstimmenden Standpunkt genetischer Gleichwertigkeit beider Extremitätengürtel gegenüber der Ansicht Dohrn's nicht weiter zu erörtern; ich will nur noch erwähnen, dass Dohrn, so scheint es wenigstens aus den auf obigen Passus folgenden Sätzen hervorzugehen, geneigt ist, den Schultergürtel zu den Kiemenbogenbildungen zu rechnen, eine Ansicht, die in Einklang zu bringen wäre mit dem als selbständige Bildung aufgefassten Schultergürtel, aber eo ipso bei Leugnung der letzteren nicht mehr in Rechnung kommen darf. —

Balfour machte in Bezug der Entwickelung von Schulter- und Beckengürtel nur kurze Angaben.

Jede Hälfte des Brustgürtels entwickelt sich selbständig als vertikaler Knorpelstreif am Vorderrand der Flossenanlage und ausserhalb der Myotome. Bevor das den Brustgürtel bildende Gewebe den Charakter eigentlichen Knorpels erlangt hat, stossen die Streifen der beiden Seiten ventral zusammen, vermöge einer Differenzierung der Mesoblastzellen in situ, so dass, wenn der Gürtel in Knorpel umgewandelt ist, derselbe bereits einen ungeteilten Bogen bildet, welcher die Ventralseite des Körpers umgürtet. — Die Löcher im Brustgürtel entstehen zuerst nicht etwa durch Resorption, sondern durch Nichtentwickelung des Knorpels, wo bereits Nerven und Gefässe vorhanden sind.

Von dem Beckengürtel betont Balfour, dass die Entwickel-

ung desselben bei Scyllium derjenigen des Brustgürtels sehr ähnlich ist. Für beide nimmt er mit Thacher und Mivart eine phylogenetische Entstehung durch Auswachsen vom Vorderrand des Basipterygiums an. Er stützt sich hierbei auf die Thatsache, dass Brust- und Beckengürtel als Ganzes entstehen und lange Zeit mit den Längsstreifen ihrer zugehörigen Flossen in Zusammenhang bleiben; ferner, dass der erst entstehende Teil eines jeden Gürtels stets der in der Nachbarschaft des Basipterygiums gelegene ist, während die dorsale und ventrale Verlängerung erst nachträglich auswachsen. Diese vollkommen zutreffenden Beobachtungen Balfours stimmen mit den meinigen überein; nur mit dem letzt citierten Satz kann ich mich nicht ganz einverstanden erklären, da ich fand, dass in der ersten Skeletanlage der ventrale Gürtelabschnitt fast ganz und der dorsale auch schon teilweise vorhanden sind. Es handelt sich wohl auch hier in der Ontogenie um einen abgekürzten Entwickelungsgang; doch muss jenes phylogenetische Stadium, vor dem Beginn des Auswachsens des proximalen Endes des primären Basale, sehr weit zurückliegen und es müssen wohl eine lange Reihe von Veränderungen succesive Platz gegriffen haben, bevor es zu der Form der Extremitätengürtel recenter Haie kam. Davon später.

Wie erwähnt, werden die in den Bereich des primären Basale fallenden Nerven und Gefässe von demselben umschlossen und liegen nach Abgliederung und Chondifizierung des Skeletes in den sogenannten Nervenkanälen der Extremitätengürtel. Denselben wurde von vielen Seiten für die Beantwortung phylogenetischer Fragen ein grosser Wert beigemessen. Sehen wir aber wie dieselben bedingt sind durch die jeweilige Lagerung der Nerven an dieser proximalen Stelle der Flossenbasis zur Zeit der Skeletogenese und wissen wir, dass diese Stellung wiederum abhängig ist von der Konzentration der Flossen und ihrer Zahl, so werden wir denselben keinen allzu grossen Wert bei-

messen dürfen, selbst nicht in der Frage nach der metameren Ausdehnung des Schulter- oder Beckengürtels. In Bezug auf den ersteren muss ich ihnen sogar jede Bedeutung in dieser Hinsicht absprechen, da hier das Abrücken der Rumpfsegmente die Nerven einseitig verschiebt und so ihr Verlauf in der Flossenbasis bei Beginn der Skeletbildung durchaus kein Bild mehr giebt von der ursprünglich rein metameren Anordnung derselben. Die Nervenkanäle verschiedener Selachier werden daher nur in den seltensten Fällen homolog sein, meistens werden dieselben nicht nur eine verschiedene Zahl, sondern auch verschieden serial gelegene Spinalnervenäste in sich einschliessen. Gerade bei Torpedo zum Beispiel wäre es nach meiner Meinung ein Fehlschluss, wollten wir aus der Existenz zweier voreinanderliegender Nervenlöcher auf eine relativ grössere Horizontalausdehnung des Schultergürtels schliessen, als bei Pristiurus und Mustelus mit nur einem. Die Ursache zweier Kanäle liegt in der grossen Zahl der durch die Konzentration an dem vorderen Ende zusammengedrängten Nerven, so dass 13 in dem proximalen, weitere 3 in dem distalen Kanal Aufnahme finden; während bei Mustelus durch die stärkere Konzentration die 5 proximalen Nerven gemeinsam median der Schultergürtelanlage herablaufen und dann scharf divergieren, um zu ihren Muskelknospen zu gelangen. Dadurch fallen natürlich nur wenig proximale, die noch eine kurze gemeinsame Strecke vor sich haben, in die Skeletanlage — Als weiteres wichtiges Moment kommt hierbei noch die veränderte Stellung der Flossenbasis und des Schultergürtels bei dem erwähnten Squaliden im Vergleich zu Torpedo in Betracht. —

Etwas günstiger liegen die Verhältnisse an der Beckenflosse. Hier sehen wir durch die Kanäle des horizontalen Beckenstückes bei den untersuchten Selachiern stets nur einen einzigen Nerven seinen Weg nehmen, da dieselben zur Zeit der Skeletanlage völlig getrennt durch die Flossenbasis zogen. Hier ist dann der

Schluss wohl gestattet bei Vorhandensein von drei Nervenlöchern wie bei Torpedo eine grössere Horizontalausdehnung des Beckens anzunehmen, als bei Mustelus mit einem; aber auch nur dann, wenn zugleich das genaue Verhalten der Nerven in Bezug auf ihren Verlauf (Konzentration) und ihre Zahl verfolgt wird. Wohl aber dürfen wir nach meiner Ansicht, bei Würdigung des Nervenverlaufes von Torpedo, ein Selachierbecken mit mehr als drei in gleichen Abständen liegenden Nervenkanälen für primitiver erklären als das des ersteren. — So das Becken von Chlamidoselachus anguineus, das Garman (14) beschrieb, mit acht hintereinandergelegenen Nervenkanälen, Textfigur 4.

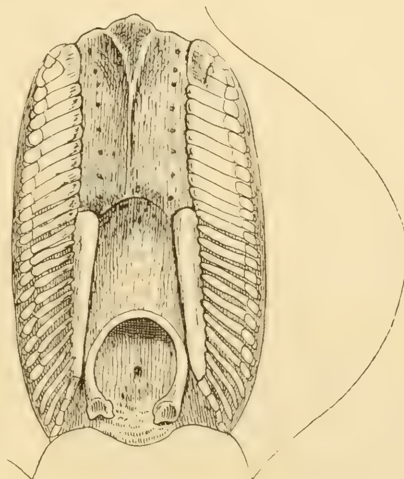


Fig. 4.
Becken von Chlamidoselachus angnineus von der Ventralseite. Nach Garman. Die Nervenlöcher sind nach einer anderen Abbildung des gleichen Autors eingezeichnet.

Finden wir bis zu dem Beginn der Skeletbildung im Wesen die gleichen Verhältnisse, so scheinen von diesem Entwickelungsstadium an die Genese beider Extremitäten auseinanderzugehen. Es äussert sich diese Divergenz vor allem in der äusseren Form und Hand in Hand damit in der weiteren Gestaltung des Skeletes.

Gemeinsam für Brust- und Beckenflosse ist die Strahlenbildung von dem primären Basale aus, verschieden aber die Richtung, in welcher dieselbe erfolgt und die Zahl der Strahlen.

Erstere ist, wie wir sahen, abhängig von der Verlaufsrichtung der Muskelknospen (resp. Bündel), zwischen denen die Strahlen zur Anlage gelangen und diese wiederum von der Wachstumsricht-

ung der Flosse. Es besteht folglich eine Korrelation zwischen Wachstumsrichtung und Skeletform, da sich letztere durch basale Konkrescenz der Strahlen herausbildet, so weit dieselben, entsprechend den Muskelknospen, durch den Wachstumszug dicht gedrängten parallelen Verlauf nehmen. So muss also jede Veränderung der Wachstumsrichtung der Flosse auch eine Änderung in der Form des Skeletes bedingen; es wird für jede Wachstumsrichtung (Flossenform) die betreffende Skeletform typisch. —

Nach diesem Schluss müssen wir auch das Zustandekommen der biserialen und uniserialen Strahlenanordnung an einem Basale der gleichen Ursache, der Wachstumsrichtung zuschreiben. Es ist dann die Frage zu beantworten, welche Wachstumsrichtung führt ein uniseriales, welche ein biseriales Sympterygium herbei? Die Antwort giebt die Entwickelung der Selachier-Brustflosse. Darnach kann nur ein in die Richtung der ersten oder letzten Muskelknospe (resp. Strahles) fallendes grösstes proximales oder distales Flossenwachstum eine rein uniserielle Strahlenanordnung bewirken. Ich glaube also, wir dürfen nur da, wo wir einen an seinem Ende sich gleichmässig verjüngenden Knorpelstab vor uns haben, dessen letzter Strahl die direkte Fortsetzung der Basale selbst ist, als — rein uniseriale Form eines Sympterygiums — bezeichnen. Repräsentanten dieser Form sind das Metapterygium und Propterygium der Torpedobrustflosse und die Metapterygia der Beckenflosse aller untersuchten Selachier.

Jede andere Wachstumsrichtung der Flosse muss bei hinreichender Intensität, wenn auch nur eine Andeutung einer biserialen Form mit sich bringen, welche sich im einfachsten Falle an dem Basale darin äussern würde, dass dasselbe nicht mehr spitz in einen einzigen, sondern breit in mehrere Strahlen ausläuft. Das Propterygium der Torpedobrustflosse in einem gewissen Entwickelungsstadium, ferner das Metapterygium der

Mustelusbrustflosse sind solche Übergangsformen zu einer ausgesprochenen biserialen Skeletform. — Gewinnt aber das Flossenwachstum in der Richtung eines mittleren Strahles grössere Intensität, so resultiert hieraus eine deutlichere biseriale Strahlenanordnung, wie dies aus einem Vergleiche der in Textfigur 5 abgebildeten Brustflossenskelete verschiedener recenter Haie klar hervorgeht. Dass es aber bei Selachiern nicht zu der typisch biserialen Form des Dipnoerflossenskeletes kommt, trotz der häufig vorhandenen lateralen Wachstumsrichtung, hat einen andern Grund, auf den ich in einem nächsten Abschnitt über die Dipnoerflosse selbst zu sprechen kommen werde.

Sind wir in der Lage, das Vorkommen oder Fehlen einer biserialen Skeletform aus der Wachstumsrichtung der Flosse zu erklären, so findet dies in der Entwickelung des proximalen Sympterygiums der Torpedobrustflosse seinen schönsten Beweis, indem hier, wie wir sahen, die Skeletanlage zunächst die Entstehung der biserialen Form aus der uniserialen zeigt und hierauf, durch Änderung der Wachstumsrichtung, die Rückkehr derselben in die uniseriale vor Augen führt.

Was die Ursache dieser Wachstumsänderung ist, gelang in diesem speziellen Falle wohl wahrscheinlich zu machen; aber für die sonstigen zahllosen verschiedenen Flossen — und damit auch Skeletformen, welche als Folge differenter Wachstumsrichtung sich bilden, muss man sich, wie so oft, begnügen, die Reaktion des Organismus auf die Aussenwelt oder die Anpassung der Extremität an ihre Funktion als Erklärung herbeizuziehen. Dass diese an der Brustflosse in stärkerem Masse sich äussert, als an der Beckenflosse, ist wohl verständlich, wenn man bedenkt, dass der Brustflosse überhaupt eine andere, wesentlichere Aufgabe zukommt, als der Beckenflosse, und beide unter ganz verschiedenen Bedingungen der Aussenwelt gegenüber treten. Die Beobachtung eines schwimmenden Fisches lehrt die verschiedene Verwendung der Brust- und Beckenflosse. Erstere

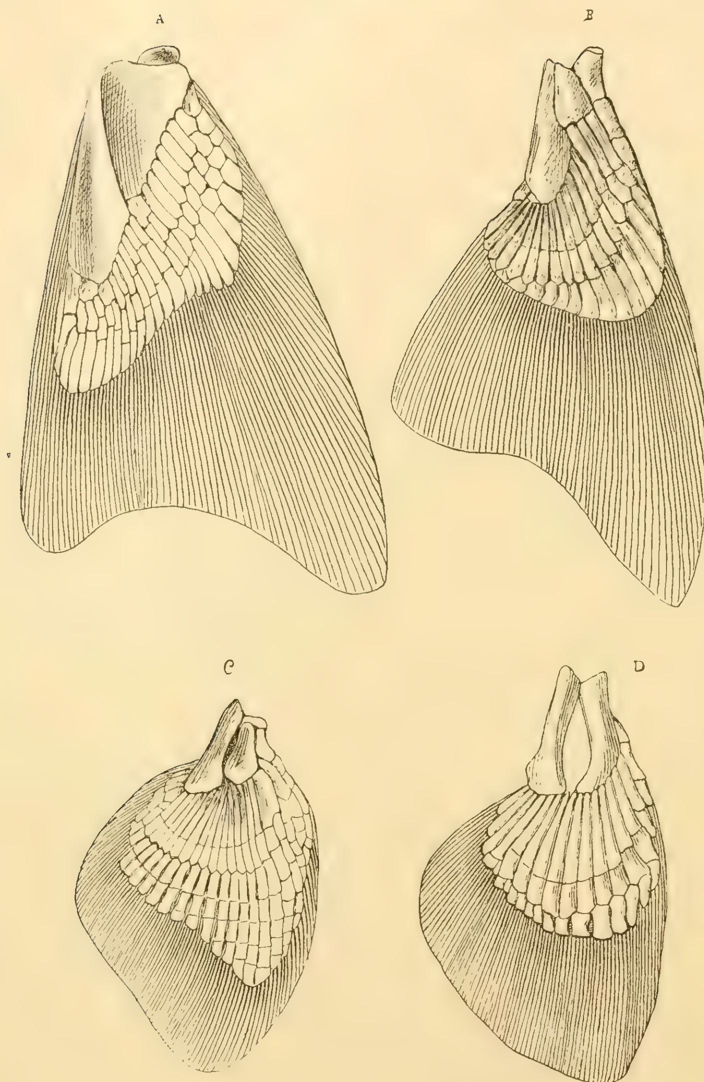


Fig. 5.

Brustflossenskelete verschiedener recenter Haie nach Mivart.

A von Notidanus cinereus.

B von Mustelus antarcticus.

C von Ginglymostoma cirratum.

D von Chiloscyllium ocellatum.

spielt bei der Erhebung in der vertikalen oder schrägen Richtung eine grosse Rolle, wie Amputationsversuche (Paul Mayer 28) zeigten; aber ich glaube auch, dass bei dem langsam erfolgenden Stillstehen aus der Bewegung in der Horizontalen die auf diese Bewegungsrichtung senkrecht gestellte Brustflosse wesentlich zur Hemmung beitragen muss, und umgekehrt die Einleitung einer langsamen Bewegung nach rückwärts gleichfalls ihre Aufgabe sein wird. Ergiebt sich aber so eine häufige Aktion derselben in einer auf die horizontale fast senkrechten Richtung, so liegt der Gedanke nahe, auch die veränderte Stellung der Flossenbasis der Squalidenbrustflosse gegenüber der Beckenflosse mit ihrer Funktion in Zusammenhang zu bringen. Es ist, möchte ich sagen, die Drehung der Brustflosse, welche bei den Dipnoern zu einer ausgesprochen dorso-lateralen und ventro-medialen Lage der Strahlen am Basale (Achse) führt, bei den Selachiern schon angedeutet.

Im Einklang mit der wesentlichen lokomotorischen Aufgabe der Brustflosse finden wir meist ein grösseres laterales, in der Richtung aber äusserst schwankendes Wachstum derselben und beobachten als Folge davon eine ausserordentliche Variabilität ihrer Skeletform und das Auftreten der vielgenannten medialen Strahlen am Basale metapterygii.

Es ist bekannt, wie Gegenbaur, nachdem er als Urform das gefiederte Flossenskelet des neuentdeckten Ceratodus angenommen hatte, nach Andeutungen einer solchen Form bei Selachiern suchte und in Gestalt medialer Radienreste bei Notidaniden fand und wie bald darauf Bunge es gelang, bei mehreren Spezies von Haien, denen Gegenbaur keine medialen Radien zuschrieb und dann namentlich bei Rochen, denen sie Gegenbaur überhaupt absprach, solche in grösserer Zahl nachzuweisen.

Betrachten wir die Abbildungen beider Autoren, so sprechen dieselben alle, so weit sie wirklich mediale Radien und nicht,

wie bei mehreren Abbildungen Bunges, offenbar sekundäre Gliederungsprodukte darstellen, zu Gunsten der Ansicht von der Abhängigkeit der Skeletform von der Flossenwachstumsrichtung. Wo die grösste Ausdehnung des distalen Flossenabschnittes nicht in die letzte Knospe resp. den letzten Strahl fällt, muss bei einigermassen ausgiebiger Vergrösserung eine Andeutung einer biserialen Form, in oben beschriebener Weise sich finden. Da nun aber dieser eine Fall nur einen sehr kleinen Bruchteil aller möglichen bildet, so nimmt es nicht Wunder, dass wir fast bei sämtlichen bisher untersuchten und abgebildeten Selachierbrustflossen eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene biseriale Skeletform finden; dies aber, so weit ich es durch einen genauen Vergleich beurteilen kann, ohne jede Gesetzmässigkeit. Selbst bei den nächstverwandten Vertretern einer Familie können hierin die auffallendsten Verschiedenheiten zur Beobachtung gelangen.

Ebenso häufig als das Vorkommen medialer Radien an der Brustflosse der Selachier betont wurde, ebenso oft wurde das Fehlen derselben an der Beckenflosse diesem Befunde entgegengestellt.

Bunge (7) suchte den Grund hierfür in dem dichten Anliegen des Basale metapterygii an den Körper, welches bloss mit seinem äussersten Ende frei hervorragt, so dass für mediale Radien kein Raum übrig bleibt.

Ich hingegen muss nach einer Ursache suchen, welche die Beckenflosse in ein distales Wachstum zwingt, denn dies ist die für das Zustandekommen des uniserialen Sympterygiums nötige Wachstumsrichtung. Dass dies mit der Lage derselben an dem hinteren Ende des Rumpfes mit ihrer von der Brustflosse verschiedenen Aufgabe zusammenhängen mag, ist wohl möglich, aber nicht zu beweisen. Man könnte sich vielleicht denken, dass für die Balance des Körpers eine möglichst weit nach

hinten über den Rumpf hinaus abstehende Fläche am günstigsten wäre.

Es kommen jedoch auch an der Beckenflosse Schwankungen der Wachstumsrichtung, allerdings nur sehr geringgradig, vor und führen zu verschiedenen Formen des distalen Sympterygiums. Betrachtet man z. B. bei Gegenbaur (15) Taf. XV, Fig. 1, 8 und 10, so sehen wir, dass die hier abgebildeten Beckenflossenskelete von Haien die erste Andeutung eines biserialen Metapterygiums zeigen, indem ihr Basale nicht mehr spitz in einen, sondern breiter in mehrere Strahlen ausläuft.

Bei der Brust- wie bei der Beckenflosse genügt der kleinste Anstoss von aussen, auf welchen die Flosse mit Änderung ihrer Wachstumsrichtung reagiert, um eine Formänderung des Skeletes zu erzeugen.

Nach reiflicher Überlegung der eben vorgetragenen Befunde fühlt man sich verleitet, den Glauben an eine prinzipielle Verschiedenheit der beiden Skeletformen, der uniserialen und biserialen, als etwas streng phylogenetisch ererbtes und vererbtes aufzugeben und fühlt sich hierin noch bestärkt, wenn man sieht, wie der Jahr aus Jahr ein geführte Kampf um die primitivere Form von beiden selbst bis in die neueste Zeit zu keinem endgültigen Sieg zu gelangen vermochte. Auf diese letztere Frage komme ich noch ausführlich in dem Kapitel über die Dipnoerflosse zu sprechen.

Bevor ich mich dieser zuwende, habe ich bloss nochmals zu sagen, dass ich in Bezug auf die Strahlenzahl jene Formen mit zahlreicheren Radien für primitiver halte (bei gleicher Zahl der Rumpfurwirbel), weil sich an ihrer Bildung auch eine entsprechend grössere Zahl von Rumpfsegmenten beteiligen muss.

Dipnoer.

Von den drei Genera recenter Dipnoer ist bloss Ceratodus zunächst verwertbar zu einem Vergleich seiner Extremitäten mit denen der Selachier; Lepidosiren und Protopterus mit ihren rudimentären, strahlenärmeren Flossen, kommen als sekundär veränderte Formen erst in zweiter Linie in Betracht.

Das Extremitätenskelet von Ceratodus in seiner charakteristischen Form der biserialen Strahlenanordnung Fig. 36 ist aus der Erstbeschreibung von Günther (21) und zahlreichen anderen Autoren bekannt. Über die Muskulatur und Nerven der Flosse liegen die Arbeiten von Günther (21), Humphry (25) und v. Davidoff (10) vor. Besitzen wir so relativ genaue Kenntnis von dem anatomischen Bau der Ceratodusflosse, so ist die Entwickelung derselben mit der des ganzen Tieres noch völlig unbekannt. Umsomehr wurde infolge dessen über die Entstehung, die Ursprünglichkeit, die Abstammung und Ableitbarkeit derselben theoretisiert.

Ich kann einen kurzen historischen Überblick nicht entbehren, um mein eigenes Vorgehen in dieser Frage zu rechtfertigen.

Es ist bekannt, wie Gegenbaur (18) nach der Beschreibung der Ceratodusextremität durch Günther, seine Archipterygiumtheorie dahin änderte, dass er, statt der bisher angenommenen uniserialen Urform, die biseriale Skeletform der Dipnoerflosse als solche einsetzte und durch den gelieferten Nachweis medialer Radien an der Brustflosse der Haie, die Ableitbarkeit der uniserialen Form aus der biserialen durch Reduktion der einen Strahlenreihe für erbracht hielt. Er trat hierdurch in Gegensatz zu Günther, der die Ceratodusflosse von der Selachierflosse ableitete und in einem theoretischen Schema der Entwickelung der Ceratodusflosse, als Erster den Gedanken zum Ausdruck brachte, dass die Flosse aus einer Serie paralleler Strahlen hervorgegangen sein könnte.

Huxley (26) dachte sich die uniseriale Selachierflosse durch Verkürzung der Achse und Verwachsung von Radien aus der biserialen hervorgegangen und er identifizierte demnach zwischen dem Mesopterygium der Haie und dem proximalen Stück der Achse des Ceratodus-Flossenskeletes. Nach seiner Ansicht entspricht das Propterygium Gegenbaur's den proximalen präaxialen, das Metapterygium den proximalen postaxialen Flossenstrahlen, und fährt er fort, „the ichthyopterygium, as the typical fish-fin may be termed, differs from the archipterygium not by the more or less complete suppresion of the postaxial rays (Gegenbaur) but by the general abbreviation of the whole sceleton and the gradual connexion of mor or fewer fin-rays withe the pectoral arch."

Bunge (7) zeigte, dass bei Protopterus (Rhynchocryptis Peters) die vorhandenen Radien der paarigen Flossen, welche Gegenbaur dem uniserialen Typus unterordnete und für laterale hielt, den medialen der Ceratodusflosse entsprechen und hier also auffallenderweise im Vergleiche mit den Selachiern gerade die lateralen Radien verloren gegangen sind. Er begründete diese Ansicht auf einem von Günther gelieferten Vergleich zwischen Ceratodus- und Sturionenflosse, welchen er auf die Protopterusextremität übertrug. — Damit war der Anstoss gegeben zu einer neuen Streitfrage über die Lage der Ceratodusflosse zum Rumpfe und ihrer Vergleichbarkeit mit der Flosse der Haie.

v. Davidoff (10) war es der an der Hand genauer anatomischer Untersuchung der Muskulatur und der Nerven der Beckenflosse, sich für eine Drehung der Ceratodusflosse von innen nach aussen, also für eine Vergleichung der ventralen Radien des Ceratodus mit den äusseren der Haie erklärte. Die bei Ceratodus stärker entwickelte dorsale Reihe kommt nach seiner Ansicht bei den Haien ihrer medialen, dem Körper eng angeschlossenen Lage wegen, bis auf einige Rudimente an der Vordergliedmasse zum vollständigen Schwund.

Huxley (26) machte auf die veränderte Lage der Ceratodusextremität aufmerksam, welche ihre primitive Stellung nur dann einnimmt, wenn man sie in Auswärtsstellung bringt, so dass ihre Achse und die des Körpers einen rechten Winkel bilden.

Schneider (33) wendete sich gegen die Ansicht einer gleichen symetrischen Lage beider Extremitäten von Ceratodus. Nach ihm ist die hintere gegen die vordere um 180⁰ gedreht und folglich der dorsale Rand der einen Flosse kongruent dem ventralen der anderen. Er begründet diese Auffassung sowohl durch die Skeletverhältnisse, als auch durch die Lage des in seiner Form charakteristischen Flossensaumes. Er leugnet endlich aus diesem Grunde überhaupt die Möglichkeit eines Vergleiches zwischen Dipnoer- und Selachierflosse.

Howes (24) sprach sich gegen diese Drehungstheorie aus und machte auf die schwankende Form des Flossenskeletes aufmerksam, infolgedessen ein Vergleich, wie Schneider ihn zwischen vorderer und hinterer Extremität durchführte, nicht möglich sei.

Hatschek (23), welcher die thatsächlichen Befunde Schneiders bestätigte, zeigte, dass ein Unterschied in der Lagerung der beiden Extremitäten von Ceratodus nur während der Aufwärtsstellung der Flosse bestehe und seinen Grund darin finde, dass die vordere Extremität in fischähnlicher Weise, die hintere nach Art der höheren Wirbeltiere in diese Stellung gebracht werde. Es bezieht sich eben diese verschiedene Stellung bloss auf den Extremitätenteil aber nicht auf den stützenden Teil.

Noch divergenter wurden die Ansichten der Autoren bei der Weiterverfechtung der Frage ob die biseriale Form oder die uniseriale als die primäre anzusehen sei und wie der Übergang zwischen beiden stattgefunden habe.

In welcher Weise Gegenbaur sich die Ableitung der phylogenetisch jüngeren uniserialen Form aus der biserialen dachte, habe ich schon erwähnt. Ebenso dass Bunge die gleiche Ansicht vertrat.

Huxley kam durch seine Untersuchungen zu dem Schluss: „The fin sceleton of Notidanus thus results, in the simplest possible manner, from the shortening of the axis of such a fin-sceleton as that of Ceratodus and the coalescens of some of its elements.

Die embryologischen Befunde Balfours (3) brachten der bisherigen Meinung schärfste Opposition, indem sie für die Thacher-Mivartsche Theorie einer Urform des Flossenskeletes in Form einer Reihe getrennter Strahlen sprachen. Balfour erklärte die biseriale Grundform aus entwickelungsgeschichtlichen Gründen für unmöglich und gab dem uniserialen, dem von Gegenbaur zuerst angenommenen Archipterygium den Vorzug. Er betonte, dass im Embryo nirgends Spuren einer biserialen Strahlenanordnung zu finden seien und dass es sich nur im ausgewachsenen Zustande denken liesse, dass eine zweite Reihe von Strahlen an der Hinterseite des Basale metapterygii vorhanden sein könnte, da sich das, was Gegenbaur für die ursprüngliche Achse der zweireihigen Flosse hielt in Wirklichkeit die Basis derselben sei.

Balfour war der Ansicht, und dieselbe wurde später allgemein angenommen, dass die Basis der Flosse sich von hinten nach vorn verkürze und dadurch der Basipterygiumstreif allmählich nach aussen gedrängt werde und so schliesslich der Teil der Flosse welcher ursprünglich den festsitzenden Rand an der Seite des Körpers bildete, zum Teil in den Hinterrand derselben umgewandelt werde.

Das Unrichtige dieser Annahme habe ich bei Besprechung der Konzentration der Flosse nachzuweisen versucht.

Mit der Huxleyschen Meinung waren die embryologischen Befunde ebensowenig zu vereinen.

„The entirely secondary character of the mesopterygium and its total absence in the young embryo Scyllium appear to me as conclusive against Huxleys view, as is the character

of the embryonic fin against that of Gegenbaur", erklärte Balfour. Seine eigene Ansicht über die Entstehung der biserialen Skelettform giebt er mit den Worten: „I should be much more inclined to hold, that de fin of Ceratodus has been derived from a fin like that of the Elasmobranchs, by a series of steps similar to those wich Huxley supposes to have led tho the establishment of Elasmobranche fin, but in exactly the revers order."

Einen weiteren Fortschritt in der richtigen Erkenntnis bedeutet die Arbeit Haswells (22), welcher die Lehre Thacher und Mivarts von einem Urzustand des Flossenskeletes in Form getrennter Strahlen auch für die Ceratodusflosse vertrat. Zu diesem Gedanken führte ihn die Beobachtung eines Längsspaltungsvorganges (branching process) im Bereiche der Hauptachse des Flossenskeletes und das Verhandensein prä- und postaxialer Nebenachsen am Basalgliede.

„It is reasonable to regard it as an instance of atavism, and so pointing back to a preexisting condition in wich the finsceleton consisted of branching jointed cartilagineous elements, supporting a cutaneous expansion considerably broader than that of the fin of the living Ceratodus Forsteri," schrieb Haswell als Erklärung dieses branching-processes.

In Bezug auf die Frage nach der Urform schliesst er sich Balfour an, indem er glaubt, dass die Beobachtung Thachers, Balfours und anderer im Vereine mit den seinen: „seem to place it beyond a doubt, that the limb of Ceratodus so far from representing a primitive and generalized type, is as, indeed, we should expect from various other points in the organisation of the animal, in reality highly specialized, and to be regarded as derivable from such simple limb-sceletons as those of the Selachii."

Dohrn (12) schloss sich gleichfalls, in seiner oft citierten Abhandlung, der Balfourschen Opposition an, ohne aber auf

die Entstehung der verschiedenen Skeletformen aus einer primitiven Urform einzugehen. Er sagt nur: „und ich muss Balfour auch beitreten in der Meinung, dass die Korrektur, welche Gegenbaur seiner ursprünglichen Annahme eines uniserialen Archipterygiums hat zu Teil werden lassen, durch die auf die Ceratodusflosse gestützte Theorie der biserialen sich, wenn möglich, noch weiter von der Wahrheit entfernte.“

v. Davidoff (10) trat nochmals in seiner „Ceratodus-Arbeit“ für die Gegenbaursche Lehre ein und wendete sich gegen Balfours Aussagen. „Das Nichtvorkommen der fraglichen Reihe medialer Strahlen bei Embryonen von Scyllium, kann jedenfalls nicht die Ursache sein, weshalb wir zu einer uniserialen Gliedmassen-Urform greifen und dabei von einer nun einmal vorhandenen biserialen Flosse des Ceratodus absehen sollten. Wie sind denn die bei so vielen Selachiern nachgewiesenen Radien der zweiten Reihe zu verstehen? Sind es nur willkürlich sporadisch auftretende Gebilde, die bei einem Tier zum Teil vorhanden sind, bei dem andern gar nicht, bei Ceratodus aber in schönster Ausbildung konstant auftreten?“

v. Davidoff hat bei dieser Entgegnung wohl eine Anmerkung Balfours in seiner „Comperativ Embryologie“ übersehen, worin er der Ansicht Ausdruck giebt, dass die medialen Strahlenreste wohl eher als in Entwickelung begriffene Gebilde, denn als letzte Spuren einer zweireihigen Skeletform zu deuten wären.

Als in den folgenden Jahren die Ansicht von der metameren Struktur der paarigen Flossen und der prinzipiellen Übereinstimmung derselben ihrem Baue nach mit den unpaaren, durch die Entdeckung Dohrns sich vollends Bahn brach, gelangte man allgemein zu der Annahme einer hypothetischen Urform des Extremitätenskeletes in Form getrennter, nebeneinanderliegender Strahlen. Es modifizierte sich hierdurch die bisherige Frage „nach der Urform“ dahin, dass nun zu entscheiden war, welche von den beiden Skeletformen, die uniseriale der Haie

oder die biseriale des Ceratodus dieser hypothetischen Grundform näher steht. Hypothetisch ist an derselben allerdings die Annahme getrennter Strahlen, da weder die Ontogenie noch Paläontologie bisher Beweise ihrer allerdings sicher anzunehmenden Realität erbringen konnten; aber dass die Anordnung der Strahlen in der Urflosse uniserialen Charakter aufweisen müsse, geht aus der Entwickelung der Selachierflosse klar hervor. Man kann dann die Frage auch so formulieren: „Ist die uniseriale Flossenform recenter Haie direkt aus der primitiven Form hervorgegangen, oder führt die Phylogenie über die biseriale zu der sekundär uniserialen der Selachier und sind die vorkommenden medialen Strahlen an derselben atavistisch zu erklären?“

Wiedersheim (14) schreibt in seinem Grundriss der vergleichenden Anatomie im Jahre 1886: „Welcher Flossentypus, der uniseriale der Selachier oder der biseriale der Dipnoer, als der ursprüngliche angesehen werden muss, lässt sich bis jetzt nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Nur das steht fest, dass sich in dem Flossenskelet der bis jetzt darauf untersuchten Selachierembryonen keine Spur eines biserialen Archipterygiums nachweisen lässt, sondern dass es stets einen uniserialen Charakter trägt. Es kann also hierüber noch nicht das letzte Wort gesprochen werden.

In einer grossen Arbeit „Paired fins of Ceratodus“ spricht sich Howes (24) zunächst gegen die Ansicht Haswells der Deutung seiner „branching fin“ als atavistische Form und erklärt dieselbe als abnormale Bildung. Im folgenden geht sein Hauptbestreben dahin, in dem Skelete der Ceratodusflosse dem Pro-, Meso- und Metapterygium der Haie entsprechende Abschnitte nachzuweisen. Die Achse der Ceratodusextremität hält er mit Huxley für mesopterygial, mit Ausnahme der postaxialen Hälfte des zweiten Mesomers, welche er dem Metapterygium der Selachier homolog erklärt. In Bezug auf seine Annahme der Abstammung der Dipnoer wie Selachier von den Chimären will

ich nur hervorheben, dass er den Beweis hierfür vor allem in dem Fehlen des Mesopterygiums bei dem letzteren erblickt. Indem er den vorderen Abschnitt der Chimären-Beckenflosse für ein Propterygium erklärt, steht er hierin Mivart entgegen, welcher annahm: „that the basal cartilage represents, in the former, all three pterygia fused into one". Howes hält jedoch diese Ansicht für unhaltbar und kommt zu folgendem Schluss: „That the paired fins of the Plagiostomes and Dipnoi have in all probability arisen independently from a type of fin most nearly represented by that of the living Chimaeroids — the fusion of the rays to form the mesopterygium having gone on independently, the intercalation of that structure between the applied bases of the pro- and metapterygia, so characteristic of the Plagiostomes, having been a comparatively late process."

In der jüngsten Zeit warf sich die Paläontologie gleichfalls neuerdings auf die Extremitätenfrage und die Entdeckung einer Reihe ausgestorbener Selachier-, Crossopterygier- und Dipnoerformen, und brachte neues Licht in eine Reihe von Vorgängen der Gliedmassenphylogenie. Hier ist die genaue Beschreibung der alten Selachierfamilie der Xenacanthiden aus der Kohlenformation durch Brogniart (6), Koken (27), Döderlein (11) und Fritsch (13) besonders zu erwähnen. Aber der Zweifel um die Ursprünglichkeit der biserialen oder uniserialen Form harrte vergeblich auf eine definitive Lösung.

Fritsch, der letzt sich hierüber äussernde Autor, gab in seinem 1890 erschienenen Werk seiner Ansicht hierüber durch eine schematische Darstellung der phylogenetischen Entwickelung der paarigen Flossen der Selachier und Dipnoer Ausdruck. Darnach hält er die biseriale Form der Dipnoer für die phylogenetisch ältere und die uniseriale sekundär aus dieser hervorgegangen. So schreibt er auf Seite 34: „Die Gesamtgestalt der Xenacanthiden weicht von den Notidaniden nur in der auf ursprünglicherem Stadium verbliebenen Form der Flossen ab. Die

Brustflossen entsprechen denen von Ceratodus, mit Verlust einiger präaxialer Strahlen. Die Bauchflossen nähern sich schon mehr denen der recenten Haie."

In Bezug auf den Schultergürtel konstatiert Fritsch die grosse Ähnlichkeit mit einem Kiemenbogen und giebt derselben auch in einer eigenen Nomenklatur Ausdruck.

Im übrigen schliesst sich Fritsch völlig der Anschauung einer Urflossenanlage mit einem Skelet aus einzelnen getrennten Strahlen an, was sich gerade an der Beckenflosse dieser alten Selachier noch deutlich erkennen lässt.

Smith Woodward (34) schloss sich gleichfalls in einer soeben erschienenen kurzen Abhandlung der von Fritsch vertretenen Ansicht an, dass die biseriale Flosse jene Urform sei von der alle übrigen durch Verkürzung (abbreviation) hervorgegangen seien.

So scheint in neuester Zeit die von Gegenbaur begründete Theorie einer „biserialen Grundform" wenn auch in modifizierter Bedeutung, wieder an Boden zu gewinnen; aber aus der ganzen Zusammenstellung geht auch zugleich hervor, wie weit wir noch von einer einheitlichen Auffassung entfernt sind, und dass zur Erreichung einer solchen jeder Beitrag willkommen sein muss.

Verfolgt man aufmerksam den ganzen Entwickelungsgang der Forschung und sucht nach einer Ursache dieser Differenzen, so wird man auf zwei Punkte aufmerksam, welche man als Ursache daran beschuldigen könnte. Erstens, dass die Forschung, obwohl die Gliedmassenphylogenie durch die Embryologie und Paläontologie eine völlig veränderte Grundlage und Gestalt bekam, sie sich doch nicht völlig von den früheren Ansichten und Theorien frei machte und den Glauben an einst vertretene starre Prinzipien teilweise mit in die neu gewonnenen Anschauungen herübernahm und zweitens, dass das Skelet stets im Vordergrund des Interesses stand, obwohl man längst

zu der Erkenntnis gekommen war, dass dasselbe zur sicheren Beantwortung phylogenetischer Fragen allein nicht ausreiche; während Muskulatur, Nerven, Form, Lage und Entwickelung der Flosse nicht in gleicher Weise zugleich Berücksichtigung fanden. —

Es wäre eigentlich das natürlichere, wenn ich bei meiner Absicht der Konstruktion einer hypothetischen Ceratodusflossenentwickelung, von der genau bekannten fertigen Form ausginge und retrograd die einzelnen Phasen beschreiben würde, die dieselbe nach meiner Ansicht durchlaufen haben müssen; wenn ich trotzdem den Weg der aufsteigenden Entwickelung zur Darstellung bringe, so hat das seinen Grund darin, dass mir hierdurch der Vergleich mit den Beobachtungen an Selachiern erleichtert wird und der ganze Versuch an Verständlichkeit gewinnt.

Dass die erste Extremitätenbildung bei den Dipnoern wie bei Selachiern mit der Bildung der Seitenleiste und ektodermalen Seitenfalte einsetzen wird, darf man wohl sicher annehmen. Ebenso wird die erste Bildung der Muskulatur von den Rumpfmyotomen aus sich im Prinzip nicht anders gestalten. Schwer aber ist es, auf die Frage nach der Stellung der proximalen und distalen Seitenleiste am Rumpfe Antwort zu geben und ob dieselben aus einer ursprünglich einheitlichen Anlage hervorgegangen sind? Die letztere Frage wäre entschieden bei dem Befunde durch eine genaue Präparation, dass kein Spinalnerv des Rumpfes von der Extremitäteninnervation ausgeschlossen wird, wie bei Torpedo. Leider war ich nicht in der Lage, hierüber mich durch eigene Untersuchung zu überzeugen. Wir haben jedoch noch einen anderen Anhaltspunkt, nämlich das Skelett. Wir wissen, dass jedes Myotom je zwei dorsale und ventrale Knospen produziert, zwischen denen je ein Strahl zur Anlage gelangt. Die Summe aller vorhandenen Strahlen der Brust- und Beckenflosse ist also gleich der produzierten primären Knospenzahl. Da nun am Rumpfe jedem Myomer ein

Wirbel entspricht, so können wir ja annähernd das Verhältnis zwischen der Wirbelzahl und halben Strahlenzahl bestimmen. Ich bin mir völlig im Klaren, wie schwankend diese Berechnung ist und wenn wir uns, wie bei Ceratodus viel sichere Aufschlüsse durch die Präparation verschaffen können, wird diese Methode nicht wohl in Betracht kommen; ob sie bei paläontologischen Forschungen einigen Wert haben könnte, getraue ich mir nicht zu sagen; dass es aber in Bezug auf die Entscheidung der Ursprünglichkeit einer Extremitätenform nicht wertlos ist zu wissen, ob an ihrer Bildung sämtliche Rumpfsegmente teilnehmen oder eine Reihe derselben bereits ausgeschaltet wurde, dieser Annahme brauche ich wohl nicht mehr das Wort zu reden.

Nach den verschiedenen Angaben der Autoren über die Radienzahl der Brust- und Beckenflosse von Ceratodus, schwankt dieselbe um das Mittel von 28—29 Strahlen und ist für beide Extremitäten ziemlich die gleiche. Zählen wir die Rumpfwirbel auf der Abbildung des Gesamtskeletes von Günther Taf. XXX, so erhalten wir die Zahl 27 und an einem von mir untersuchten Skelett, das mir durch die Güte des Herrn Prof. Dr. R. Hertwig aus dem hiesigen zoologischen Institute zur Verfügung stand, die Zahl 30 oder 31. Es stimmte diese Zahl mit der halben Summe der Flossenstrahlen soweit ich dies aus dem tadellos präparierten Skelete erkennen konnte, genau überein. Howes zeichnet auf seiner Abbildung der Beckenflossen rechterseits 32, linkerseits 30 Strahlen. Wir müssen hieraus, wie ich glaube, den Schluss ziehen, dass bei Ceratodus sich die grösste Zahl, wenn nicht alle Rumpfsegmente an der Flossenbildung beteiligen und in dieser Hinsicht die paarigen Extremitäten dieses Dipnoers sehr primitive Verhältnisse bewahrt haben.

Die Frage nach der Stellung der Seitenleiste zum Rumpfe, welche mit der fraglichen Drehung der Ceratodusflosse, nach

meiner Ansicht in Zusammenhang gebracht werden muss, will ich später mit dieser besprechen.

So viele Urwirbel ihre Muskelknospen in die Seitenleiste werfen, so viele Spinalnerven müssen auch die Innervation der Flossenmuskulatur besorgen. Also ungefähr 14—15 für jede Extremität. Diese Zahl stimmt mit der von v. Davidoff angegebenen wohl überein, der für die Beckenflosse 12 ventrale Spinalnervenäste auffinden konnte und die Möglichkeit hervorhebt, dass wegen der grossen Schwierigkeit der Präparation, die ungemein feinen Anastomosen eines oder zweier vordersten Nerven übersehen worden seien[1]). Ueber die Reihenzahl dieser 12 Spinalnervenäste gab v. Davidoff an, dass der erste Gliedmassennerv für die Beckenflosse der 19. ventrale Ast sei. Verfasser betont aber selbst, dass diese Bestimmung seine Schwierigkeiten habe, wenn die Eingeweide und der Schultergürtel bei der Präparation geschont werden müssen und dass diese Bestimmung ihm auch nur an einem Exemplar gelungen sei. Er versieht daher auf seiner Abbildung des Nervenverlaufes diese Angabe auch mit einem Fragezeichen. Nach meiner früher angegebenen Zahl von 27—31 Rumpfsegmenten muss ich annehmen, dass die von v. Davidoff'sche Zahl zu hoch gegriffen ist und dieselbe wohl dem Werte von ca. 15 entsprechen wird.

Nachdem die Seitenleiste ihre definitive Horizontalausdehnung erreicht hat, beginnt dieselbe ihr vorwiegend laterales Wachstum und setzt damit die Konzentration energisch ein. Zu Beginn dieses Stadiums liegen die sich allmählich in die beiden sekundären Knospen teilenden abgeschnürten primären Muskelknospen mit ihren zugehörigen Nerven in gleichen Ab-

[1]) Der auf Seite 364 meiner vorläufigen Mitteilung gegebene anders lautende Passus über die Nerven beruht auf einem Irrtum in der citierten Zahl der Strahlen der Ceratodusflosse, welche ich nach der Abbildung von Günther und v. Davidoff mit 48 annahm, da mir damals eine eigene Untersuchung nicht möglich war und ich die Arbeit von Howes noch nicht in Händen hatte.

ständen in der Seitenleiste. Nach Vollendung des Teilungsaktes wachsen dieselben entsprechend der Flossenform zu den aus der Selachier-Flossen-Entwickelung bekannten soliden Zellsträngen aus und beginnen zugleich ihr mediales Wachstum.

Während aber bei Torpedo die Ausdehnung der Flosse von der Form der Seitenleiste aus zunächst fast gleichmässig nach vorn, aussen und hinten vor sich geht, dann aber proximalwärts am stärksten wird und dadurch zu der einseitigen sekundären Skeletform der Rochenbrustflosse führt, wächst die Ceratodusflosse zunächst ebenfalls ziemlich gleichmässig lateralwärts, so dass die Muskelknospen ungefähr radiären Verlauf bekommen, um dann aber in disto-lateraler Richtung ihre grösste Ausdehnung zu erreichen.

In das erstgenannte Stadium fällt dann die erste Anlage des Skeletes, welche wie bei den Selachiern als ein kontinuierliches Prochondralblastem zwischen den Basen der dorsalen und ventralen Knospen auftritt und von hier aus die seitliche Rumpfwand partiell umgiebt. Entsprechend der weit stärkeren Konzentration der Flosse durch das grössere und intensivere laterale Flossenwachstum zeigt aber das primäre Basale nicht mehr die Form einer Spange, wie bei Selachiern, sondern mehr einer Prochondralplatte, deren Entstehung leicht verständlich ist, wenn man sich sämtliche Muskelknospen der Torpedobrustflosse in dem Stadium der Fig. 14 basal dicht zusammengeschoben denkt, wie dies thatsächlich an dem proximalen Abschnitte der Extremität dieses Selachiers der Fall ist. Bald darauf erscheinen die Strahlen und beginnt durch basale Konkrescenz derselben die Weiterbildung der Basalia, oder hier des Basale, von der ersten kontinuierlichen Anlage aus[1]).

An seiner proximalen Cirkumferenz setzt sich das schmale primäre Basale in die erste Gürtelanlage fort. Sahen wir aber

1) Ich nehme die Seitenleiste oder spätere Flossenbasis zunächst, wie bei Torpedo, in horizontaler Lage am Rumpfe an.

bei den untersuchten Squaliden, Torpedo gegenüber, den Schultergürtel schon eine andere Lage zum Rumpfe annehmen durch die veränderte Stellung der Flossenbasis, so ist dies bei Ceratodus noch in viel ausgesprochenerer Weise und an beiden Extremitäten der Fall. Bedenkt man, dass die Gürtelbildung durch die Verlängerung der Strahlen in ihrer Achsenrichtung erfolgt, so ist hierin nichts auffallendes zu erblicken, dass durch eine veränderte Lage der Flossenbasis und der Strahlen eine verschiedene Lage der Extremitätengürtel hervorgerufen wird. Namentlich an der hinteren Extremität von Ceratodus ist dieses Abhängigkeitsverhältnis deutlich zu sehen, indem hier der Beckengürtel nicht mehr in ventraler, sondern in proximo-ventraler Richtung verläuft.[1])

Die weiteren Phasen dieser hypothetischen Entwickelung zu beschreiben, kann ich mir durch den Hinweis auf die Entstehung des proximalen Sympterygiums der Torpedobrustflosse sehr erleichtern; da die sich hier abspielenden Wachstumsvorgänge mit einigen Modifikationen auch für das Werden der Ceratodusflosse geltend gemacht werden können.

An früherer Stelle habe ich schon auf die vorübergehende biseriale Form dieses Flossenabschnittes aufmerksam gemacht, welche am Skelete allerdings nur verdeckt, in der Anordnung der Muskelknospen jedoch ausgesprochen in Erscheinung tritt. Denkt man sich nun das Flossenwachstum in der Richtung des Pfeiles auf Fig. 14 fortdauernd bis zu einem Grössenverhältnis zwischen Flossenlänge und Horizontal-Ausdehnung ihrer Basis, wie wir es bei Ceratodus finden, so müsste daraus, durch basale Strahlenkonkrescenz, die typisch biseriale Skeletform Fig. 36 resultieren, wenn wir von jeglicher Gliederung derselben absehen; denn gerade so, wie die allmählich grösste Ausdehnung der Torpedoflosse nach vorn, in der Richtung der ersten Knospe, das typische Basale mit uniserialer Strahlenanordnung hervor-

[1]) Durch diese veränderte Stellung der Flossenbasis und der Extremitätengürtel lässt sich wohl auch das Fehlen der Nervenlöcher in den letzteren erklären.

bringt, gerade so muss ein grösstes Wachstum das entsprechend einer weiter lateral gelegenen Knospe (resp. Strahles) in distolateraler Richtung vor sich geht, die gleiche Form des Basale aber mit biserial abzweigenden Strahlen bedingen. Es ist demnach die Achse des Ceratodusflossenskeletes oder das Basale, wenn wir es so nennen wollen, das Verschmelzungsprodukt sämtlicher Strahlen, soweit dieselben dicht gedrängten parallelen Verlauf bei ihrer Entstehung besitzen. Dass diese letztere Bedingung andrerseits wiederum von der Lage der Muskelknospen abhängt,



Fig. 6.

welche gegen die Richtung des grössten Wachstumszuges geschwungenen Verlauf nehmen und hierdurch mit grösseren oder geringeren basalen Abschnitten in eine zu dieser Richtung und zu einander parallelen Lage gebracht werden, das brauche ich nur zu wiederholen. In Textfigur 6 versuchte ich diesen Vorgang darzustellen.

Was die äussere Form betrifft, so wird also auch die Ceratodusflosse in frühen Stadien die mehr abgerundete Kontur des proximalen Sympterygiums von Torpedo auf Fig. 14 zeigen und

erst allmählich durch starkes Überwiegen des Wachstums in einer Richtung die spätere Form erreichen. Wie wir bei Torpedo an dem Basale allmählich einen Strahl nach dem andern, und zwar in lateraler Richtung, frei hervortreten sahen, gerade so muss sich dieser Vorgang bei Ceratodus wiederholen, selbstverständlich aber auf beiden Seiten des Basale, bis endlich mit dem Erscheinen des letzten Strahles, der in die Richtung der Achse selbst fällt, der primäre Vorgang der Skeletbildung seinen Abschluss erreicht. Dadurch gewinnt auch hier, wie bei Torpedo, die abnehmende Länge der Seitenstrahlen gegen die Flossenspitze zu ihre entwickelungsgeschichtliche Erklärung.

Durch die häufig beobachtete Dichotomie der Strahlen wird es dann verständlich, dass die Zahl dieser kürzesten und an der Achse am weitesten nach aussen liegenden Radien verhältnismässig grösser werden kann, indem dieselben erst nach ihrer Spaltung frei hervortreten.

Die sekundären Prozesse, wie die Abgliederung vom Schulter- resp. Beckengürtel, sowie die Quergliederung der Strahlen und der Achse werden sich wohl prinzipiell von den gleichen Vorgängen bei Selachiern kaum unterscheiden; nur die Frage wäre später noch zu beantworten, wo die Ablösung der Achse von dem Gürtel erfolgt.

Es ist der eben beschriebene Entwickelungsgang folglich weit entfernt von einer Aufreihung der Strahlen an der Skeletachse im Sinne Gegenbaur's, denn jeder Strahl zieht in dem Basale, wenn auch mit den übrigen verschmolzen, bis zur Flossenbasis herab. Es setzt sich daher auch, nach erfolgter Quergliederung der Achse, jedes Mesomer derselben, nicht wie Howes meinte, aus zwei Stücken zusammen, sondern ist das phylogenetische Verschmelzungsprodukt so vieler paralleler Stücke, als ihm und den distal folgenden Mesomeren, noch Strahlen ansitzen.

Die Muskelknospen wandeln sich während dieser Entwickel-

ungsperiode allmählich in einzelne Bündel um (Radialmuskulatur v. Davidoffs) welche aber noch im Knospenstadium, so weit sie parallelen Verlauf nehmen, dicht zusammengedrängt werden und untereinander verschmelzen (v. Davidoffs Stammmuskulatur). Die Konzentration, die bei Selachiern nur zur Anastomosenbildung nächstgelegener Muskelknospen führte, bedingt hier durch ihre Intensität eine viel ausgedehntere Vereinigung derselben. Nach vollendetem medialen Wachstum und Ansatz am Skelete resp. an Fascien, zerfällt die dorsale wie ventrale Muskulatur wieder, wie bei den Haien, in zwei Schichten, eine superfizielle und tiefe.

Während dieser Vorgänge hat der Nervenverlauf durch die Konzentration der Flosse jene Gestalt angenommen, wie wir sie für die Beckenflosse durch die genaue Beschreibung v. Davidoffs kennen. Wohl tritt uns in der Abbildung dieses Autors ein bekanntes Bild vor die Augen, die Bildung eines Nervus collector und distal davon einige getrennt in die Flosse eintretende Nerven, aber trotzdem ist dasselbe sehr verschieden von denen, die ich für das gleiche Verhalten im Bereiche der Selachierbeckenflosse geben konnte.

Die Ursache liegt in dem graduellen Unterschiede der Konzentration. Dieselbe erreicht bei Ceratodus aus schon erwähnten Gründen eine Grösse, wie sie bei Selachiern niemals zur Beobachtung gelangt, und durch das starke Abrücken der Rumpfsegmente beteiligen sich an der Bildung des Nervus collector eine grössere Zahl ventraler Spinalnervenäste als bei den untersuchten Haien[1]).

---

[1]) Ich muss jedoch gestehen, dass die von v. Davidoff gegebene Abbildung des Nervenverlaufes mich fast an jene erinnert, die derselbe Autor für einen Selachier (Acanthias) gegeben, bei dem schon eine Reihe von Rumpfsegmenten an der Extremitätenbildung nicht mehr Anteil nimmt. Ist das vielleicht doch auch bei Ceratodus der Fall? woher aber dann die zahlreichen Strahlen? — Nur die Ontogenie wird in alle diese Fragen Licht bringen. Bis dahin begnügen wir uns mit dem wahrscheinlichsten!

Der Verlauf der Endäste in der freien Extremität, wie ihn v. Davidoff schildert, fällt unter gleichen Gesichtspunkt wie derselbe im Bereiche des proximalen Sympterygiums der Torpedobrustflosse. v. Davidoff schreibt: „Jedenfalls können wir konstatieren, dass auf jeder Flossenfläche Längsstämme am Basale verlaufen, welche Äste zu den sie umgebenden Muskeln abgeben, ferner dass auf der dorsalen resp. lateralen Flossenseite die Nerven zahlreicher sind, als auf der ventralen.“

Ich glaube, an der vorderen Extremität müssten wir, wenn möglich, noch einfachere Verhältnisse durch die Schultergürtelanlage bekommen, die darin bestehen würden, dass ein breites Nervenband auf jeder Flossenseite längs der Achse allmählich sich verjüngend gegen die Spitze verläuft und zu beiden Seiten hin Zweige an die Muskulatur abgiebt, entsprechend seiner Zusammensetzung aus einzelnen getrennten Ästen. Nur die Nerven für die distalsten Muskelknospen der Flosse müssten sich getrennt erhalten und direkt zur Flosse ziehen, wenn anders ein Schluss von den bekannten Entwickelungsvorgängen an der Selachierflosse auf die Ceratodusextremität übertragen werden darf.

Auf Grund dieser, durch das Studium der Selachierflossenentwickelung gewonnenen Hypothese der Entstehung der biserialen Dipnoerextremität, lassen sich manche Streitfragen einer Lösung zuführen. Die meisten derselben beruhen auf dem immer wiederkehrenden Versuche die Skeletabschnitte der Ceratodusextremität auf die der Selachier, oder umgekehrt, zurückzuführen.

Die verschiedenen Ansichten der bisherigen Autoren habe ich erwähnt und muss hier die Erklärung wagen, dass ich mich mit allen diesen verschiedenen Deutungen nicht einverstanden erklären kann. Wie wir die einzelnen Abschnitte, das Pro-, Meso- und Metapterygium der Selachierflosse als sekundäre Gliederungsprodukte einer ursprünglich einheitlichen Skelet-

anlage auffassen müssen, welch' letztere wiederum aus der phylogenetischen Konkrescenz basaler Strahlenabschnitte hervorgegangen zu denken ist, ebenso müssen wir die gleiche Entstehung auch auf die Ceratodusextremität voraussetzen; dass wir dann aber bloss zwischen dem Gesamtskelet beider Flossen einen Vergleich anstellen dürfen, als dem Erzeugnis einer gewissen Summe von Strahlen ist logische Folgerung. Wollten wir also wirklich eine Parallele zwischen beiden Skeletformen ziehen, so könnten wir die Achse der Ceratodusflosse nur dem Basale pro-, meso- und metapterygii der Selachier vergleichen; aber die ganze Achse nicht, nicht wie Günther meinte, bloss das erste Stammglied. Deshalb eine Homologie derselben auszusprechen sind wird aber trotzdem nicht berechtigt.

Die von verschiedenen Autoren erwähnte Längsspaltung der Ceratodusflossenachse, die ihr prägnantestes Beispiel in der von Howes (24) auf Taf. I Fig. 1, gegebenen Abbildung findet, ist, glaube ich, ein beredtes Zeugnis für die Richtigkeit meiner Auffassung und als Hemmungsbildung zu erklären. Bei der letzterwähnten Flosse von Howes ist die dorsale Hälfte der Achse bis zu einem gewissen Grad wirklich in ihre einzelnen Komponenten (Strahlen) aufgelöst, Fig. 36. Wie Howes diesen Befund mit seiner Ansicht der Achsenbildung durch Verlängerung einer „praeexisting plate“ zusammen zu reimen vermag, welche die Strahlen mit lateralwärts verschiebt, ist schwer verständlich. Dass eine, von Albrecht (1) beobachtete Längsspaltung der Flossenachse bei Protopterus, auf die gleiche Genese zurückgeführt werden muss, kann man wohl sicher annehmen.

Eine sehr einfache Erklärung gewinnt die von allen Autoren beschriebene Thatsache des numerischen Überwiegens der Radien der einen Seite. Es hängt dies von der Wachstumsrichtung der Flosse ab, welche nicht genau entsprechend der mittelsten Knospe, sondern einer weiter proximal gelegenen, disto-lateral vor sich geht und in dieser Richtung ihre grösste

Ausdehnung erreicht. Infolge dieser leicht veränderlichen Bedingung, beobachten wir in dieser Hinsicht, namentlich an der Brustflosse auch ziemlich bedeutende Schwankungen der beiden Strahlenreihen in Bezug auf ihre Zahl. Bei der Beckenflosse fällt die grösste Ausdehnung und mithin der stärkste Wachstumszug der Flosse in der Regel in den 11. oder 12. Flossenstrahl.

Wenn v. Davidoff die medialen Radien den zahlreicheren lateralen gegenüber als in Rückbildung begriffen ansieht und der Meinung ist, dass dieser Prozess nach und nach, bei gleichzeitiger Verkürzung der Flosse, zu der Extremität der Selachier führe, so ergiebt sich die Unmöglichkeit dieses Vorganges aus der Thatsache, dass bei Torpedo sich sämtliche Rumpfmyotome an der Flossenbildung beteiligen und an der Brustflosse zwischen allen sekundären Muskelknospen, Strahlen zur Ausbildung gelangen.

Die vorkommende Dichotomie einzelner Strahlen, ferner der Zusammenfluss zweier oder selbst mehrerer Strahlen an ihren basalen Enden, sind auch bei Selachiern häufige Befunde.

So viel aber über das Skelet von Ceratodus und seine verschiedenen Formen geschrieben wurde, eines charakteristischen Merkmals ist bis jetzt, so viel mir bekannt, nicht Erwähnung gethan worden. Bei Beschreibung der Selachierflossenentwickelung vergass ich in dem Stadium der Anlage sämtlicher Strahlen auf die verschiedene Stärke derselben aufmerksam zu machen, welche ich bei allen untersuchten Species konstatieren konnte, und zwar nimmt dieselbe von dem ersten gegen den letzten Strahl zu gleichmässig ab. Es hängt dieses Verhältniss wohl mit der in proximo-distaler Richtung erfolgenden Anlage der Flossen zusammen und lässt sich auch an den meisten fertigen Formen noch deutlich erkennen (Textfig. 5) falls keine ausgedehnteren Umwandlungen der Radien durch sekundäre

Konkrescenzen erfolgt sind. Diese, wie ich glaube konstante Differenz kommt auch bei Ceratodus zur Beobachtung und wird durch die richtige Angabe der Autoren, dass die Strahlen gegen die Flossenspitze zu an Länge und Stärke abnehmen, keineswegs widerlegt. Es ist ja klar, dass ein Strahl, je näher er der Hauptwachstumsrichtung der Flosse liegt, mit einem um so grösseren basalen Abschnitt an der Achsenbildung teilnimmt und infolge dessen sein immer kürzeres peripheres freies Ende auch geringeren Durchmesser zeigt. Um diese Differenz zu konstatieren, müssen wir in gleicher Achsenhöhe frei werdende Strahlen miteinander vergleichen und am besten die ersten und letzten, denn je weiter distal an der Achse wir die Strahlen betrachten, um so näher sind dieselben serial zu einander gelegen und um so geringer wird der Unterschied in ihrer Stärke sein. Bei richtigem Vorgehen jedoch finden wir auf allen Abbildungen der verschiedenen Autoren und ebenso an dem von mir untersuchten Skelete dieses Merkmal in prägnantester Weise zum Ausdruck gelangen.

An und für sich würde ich diesem Befunde keine weitere Bedeutung beimessen, wenn er nicht, nach meiner Ansicht, zum wichtigsten Anhaltspunkt (im Vereine mit dem Verhalten der Nerven und Muskulatur) bei der Entscheidung der Frage würde, welche Radienreihe als die proximale, also präaxiale —, welche als die distale, also postaxiale, im Sinne einer horizontal am Rumpfe gelegenen Flossenbasis gedacht, angesehen werden müsse, und womit zugleich die Frage der veränderten Stellung der Ceratodusflosse gegenüber der Selachierflosse ihre Beantwortung findet.

Die mannigfachen bisherigen Ansichten hierüber habe ich mitgeteilt und will bloss nochmals sagen, dass v. Davidoff allein auch die Muskulatur und Nerven zur Grundlage seines Schlusses machte.

Ist meine Annahme der grösseren Stärke proximaler Strah-

len richtig und konstant, so müssen selbstverständlich diese Strahlen die präaxialen der fertigen Flosse werden und zu einem Vergleich mit der Selachierflosse muss die Ceratodusflosse so gedreht werden, dass diese stärkeren präaxialen Radien nach aussen lateral, die schwächeren postaxialen nach innen medial zu liegen kommen.

Betrachte ich nun mein Ceratodusskelett, so ist die präaxiale stärkere Radienreihe an der Brustflosse dorsal, an der Beckenflosse ventral (genauer gesagt wäre es: dorso-lateral resp. ventromedial) gekehrt, und das gleiche Verhalten finde ich bei sämtlichen Abbildungen, die ich vergleichen konnte, wieder; nur Howes macht eine Ausnahme in seiner Fig. 2, indem er hier die stärkeren Strahlen links für die dorsalen, rechts für die ventralen, folglich einerseits für präaxial, andrerseits für postaxial erklärt. Die ganze Form der linken Flosse spricht aber doch gegen diese Annahme und es scheint mir das Verhalten in dieser Hinsicht ein unveränderliches.

Um die Flossen von Ceratodus in die Lage der Selachierflosse zum Rumpfe zu bringen, ist demnach eine Drehung beider um 90°, aber in entgegengesetztem Sinne, erforderlich. Die mediale Seite der Brustflosse wird dadurch zur dorsalen, die der Beckenflosse zur ventralen Fläche in der Horizontal-Stellung.

Für die Beckenflosse harmoniert diese Ansicht mit der Angabe v. Davidoffs, der nach genauem Vergleich der Muskulatur der Ceratodusflosse mit derjenigen der Haie zu dem Schlusse kommt: „dass die Muskeln der äusseren Flossenfläche des Ceratodus den dorsalen der Haie entsprechen; die Drehung daher von innen nach aussen stattgefunden habe und die ventralen Radien des Ceratodus also den äusseren der Haie zu vergleichen seien.“ Dass ich das letztere nur in sehr engen Grenzen für die proximalsten Strahlen gelten lassen kann, entspricht meiner Auffassung, nach der die lateralen Radien der Selachierbecken-

flosse sowohl den dorsalen wie ventralen im Sinne v. Davidoffs verglichen werden müssten, da von einer Reduktion in dieser Weise nicht die Rede sein kann.

Der Nervenverlauf der Beckenflosse spricht ebenso zu Gunsten der Ansicht der stärkeren, weniger zahlreichen Radienreihe als der präaxialen, denn wie wir bei Selachiern sahen, dass durch die Konzentration die proximalen Nerven am engsten aneinander rücken und endlich einen gemeinsamen Stamm bilden, während die distalen noch getrennt in die Flosse ziehen und hier sich erst durch Anastomosen verbinden, gerade so sehen wir auf der Abbildung von v. Davidoff bei Ceratodus auf der stärkeren, meiner Ansicht nach präaxialen Radienreihe einen, auf der postaxialen zwei Längsstämme verlaufen und zwar müssen die in dem Ast *v* 3 enthaltenen ventralen Spinalnervenäste von weiter proximal gelegenen, die von *v* 2 und *v*, von succesive weiter distal gelegenen Spinalnerven abstammen.

Was den von v. Davidoff durchgeführten weiteren Vergleich der Beckenflosse der Haie mit der von Ceratodus anlangt, so stimme ich v. Davidoff vollkommen bei, wenn er den nach vorn und aussen laufenden proximalen Beckenfortsatz von Ceratodus, Fig. 38 (*PJ*), mit dem vorderen der Selachier vergleicht. Da ich aber mit Wiedersheim in diesem letzteren nicht das Ilium des Selachierbeckens erblicke, wie v. Davidoff, sondern dasselbe vielmehr in dem über dem Flossengelenk gelegenen dorsalen Fortsatze (*Pe*) sehe, so muss ich auch die diesbezügliche Deutung v. Davidoffs für Ceratodus verwerfen und sagen, dass der von ihm mit *Pe* bezeichnete gleichgelegene dorso-laterale hintere Fortsatz dem Processus dorsalis (Ilium) der Selachier entspricht. Den Ansatz der Rumpfmuskulatur sowie der tiefen Schichte der dorsalen Flossenmuskulatur kann ich als weiteren Beweis hierfür citieren.

Gegen den Vergleich des proximalen Fortsatzes des Ceratodusbeckens mit dem vorderen des Selachierbeckens könnte

man aber das Verhalten der Muskulatur geltend machen, denn der v. Davidoff angegebene Ursprung der superficiellen Muskelschichte der lateralen, also dorsalen Flossenfläche nimmt scheinbar diesem Gedanken seine Berechtigung, da bei Torpedo bloss ventrale Muskelbündel an demselben Ansatz finden, niemals dorsale, auch bei den übrigen untersuchten Haien nicht. Es müsste daher bei der Erwägung, dass bei Haien überhaupt ein Beckenursprung der oberflächlichen dorsalen Muskelschichte nicht vorhanden ist und andererseits bei Ceratodus gerade der vom Becken entspringende Teil der ventralen superficiellen Schichte den Selachiern gegenüber fehlt, die von v. Davidoff beschriebene Beckenportion nicht der lateralen, sondern medialen Flossenmuskulatur angehören um übereinstimmende Verhältnisse mit den Selachiern zu erhalten. Es wäre übrigens ja auch die Möglichkeit in's Auge zu fassen, dass durch die veränderte Stellung der Extremität und des Beckens, bloss dorsale Muskelbündel bei ihrer medialen Verlängerung den proximalen Fortsatz derselben treffen und hieran Ansatz finden könnten.

Die Entstehung des sogenannten Zwischenstückes (v. Davidoff) ist wohl auf den gleichen Reduktionsprozess zurückzuführen, welcher bei Selachiern die Abgliederung der Basalia von dem Gürtel und die Bildung der Gelenkflächen bewirkt. v. Davidoff wirft in Betreff desselben die Frage auf, ob dasselbe als erstes Glied der Stammreihe aufzufassen ist, oder als ein ganz besonderes eingeschaltetes oder gar vom Becken abgelöstes Stück?

Auf Grund des Vorkommens von Radien an demselben, kommt v. Davidoff zu der Überzeugung, dass wir dadurch auf das Unzweifelhafteste von der Natur des Zwischenstückes als erstes Glied der Stammreihe überzeugt werden.

Nach meiner Auffassung der Genese des Flossenskeletes, kann ich dieser Annahme nur voll zustimmen, dass wir das Gelenk zwischen Beckengürtel und freiem Flossenskelet in der

Artikulation des Zwischenstückes mit dem ersteren zu suchen haben. Davon überzeugt ein Vergleich mit dem Skelete der vorderen Extremität und noch mehr die Anordnung der Muskulatur, die v. Davidoff als Beweis heranzuziehen vergass. Die grösste Übereinstimmung finden wir aber gerade hier mit den Verhältnissen bei Selachiern. Von dem dorsalen Beckenabschnitt (Ilium) der an seinem Ende von der Seitenrumpfmuskulatur umfasst wird, ziehen bei Selachiern die Muskelbündel divergierend zu den Basalia des Flossenskeletes. Bei Ceratodus beschreibt v. Davidoff ebenso die tiefe dorsale Schichte als zwei getrennte Muskeln, welche beide ihren Ursprung von dem hinteren Beckenfortsatz nehmen und ihren Ansatz am Zwischenstück finden. Sie lassen jedoch das knopfartige Ende dieses Fortsatzes frei, an dem sich die Seitenrumpfmuskeln ansetzen. Es spricht diese grosse Übereinstimmung entschieden für die Auffassung des hinteren Beckenfortsatzes als Iliumfortsatz der Selachier und für die Angehörigkeit des Zwischenstückes zu dem Skelete der freien Extremität.

Über die Brustflosse von Ceratodus liegen leider gar keine Angaben, weder in Bezug der Muskulatur noch des Nervenverlaufs vor; doch gerade hier müsste ein Blick auf eine gut präparierte Extremität die erwähnte Ansicht der stärkeren, weniger zahlreichen Strahlenreihe als der präaxialen und dem darauf gestützten Vergleich mit der Selachierflosse an dem Verhalten der Muskulatur und der Nerven bestätigen oder verneinen.

Halten wir aber zunächst an der Richtigkeit dieser Annahme fest, so stehen folglich die Brust- und Beckenflosse von Ceratodus zu einander um 180° gedreht und jede ist um 90° aus der horizontalen abgewichen. Schneider hatte schon 1887 die gleiche Ansicht ausgesprochen, als Resultat eines Vergleiches der äusseren Flossenform und ich kann in dieser Hinsicht seine Beobachtungen bestätigen, schliesse mich aber dem

Proteste Hatschek's gegen seine daraus gezogenen Schlüsse für die Stellung der Extremitäten der höheren Wirbeltiere an.

Über die Genese dieser veränderten Stellung der Ceratodus-extremität am Rumpfe lassen sich bloss Vermutungen aussprechen. Dieselbe könnte bei horizontaler erster Anlage der Seitenleiste während ihrer weiteren Entwickelung die Drehung ausführen oder es liesse sich die Stellung der Flossenbasis als Folge einer in diesem Sinne veränderten Lage der Seitenleiste am Rumpfe auffassen oder es könnten beide Faktoren hierbei eine Rolle spielen.

Ich habe bei Betrachtung der proximalen Seitenleiste der Selachier schon auf die Neigung derselben bei den untersuch-

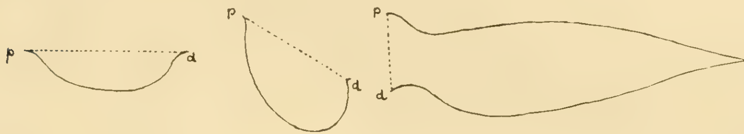


Fig. 7.
p = proximal oder praeaxial.
d = distal oder postaxial.

ten Squaliden aufmerksam gemacht. Denken wir uns nun diese Neigung stärker ausgeprägt, so müsste die sich aus derselben disto-ventral entwickelnde Extremität die Lage der Ceratodus-brustflosse zum Rumpfe bekommen, wie beistehendes Schema dies illustrieren mag.

Es wäre für diese phylogenetisch sich abspielende Drehung der Seitenleiste sogar ein ganz plausibler Grund in der Arbeit der Brustflosse gegeben, welche fast stets in einer der vertikalen als der horizontalen Ebene näher gelegenen Stellung ihrer Fläche Verwendung findet.

Bei der Beckenflosse müsste diese allmähliche Neigung in gerade umgekehrter Weise, also an dem proximalen Ende der

Seitenleiste erfolgen, um die entgegengesetzte Stellung der Extremität zu erzielen, Textfigur 8.

Ob dieselbe durch die Annahme Hatschek's, dass die hintere Extremität nach Art der höheren Wirbeltiere in Aufwärtsstellung gebracht wird, ihre Erklärung findet, vermag ich nicht zu entscheiden, finde dieselbe aber sehr einleuchtend und überzeugend.

Ich möchte hier nur nochmals auf die völlige Übereinstimmung der paarigen Extremitäten von Ceratodus aufmerksam machen, worin wohl kaum ein primitives Verhalten (v. Davidoff) zu erkennen ist, sondern vielmehr eine höhere Differenzierung gegenüber den Selachiern zum Ausdruck gelangt. Es kann sich hier wohl nur um eine Anpassung an eine völlig gleiche



Fig. 8.
p = proximal oder praeaxial.
d = distal oder postaxial.

zu leistende Arbeit handeln, welche bei den Selachiern noch nicht gegeben war. So lange die paarigen Extremitäten als Flossen in einem flüssigen Medium verwendet wurden, war ihre Aufgabe ganz verschieden und es stand jede unter völlig anderen Bedingungen der Aussenwelt gegenüber. Mit dem Festerwerden des umgebenden Mediums trat allmählich eine andere und für beide Extremitäten gleiche lokomotorische Arbeit an sie heran und jede suchte sich von der ihr früher erworbenen Stellung an die neuen Verhältnisse anzupassen. Dadurch kam es nach und nach zur völligen Übereinstimmung derselben im Bau, aber zu veränderter Lage am Rumpfe. Während die nunmehr notwendige Aufrechtstellung der Extremitäten an der

Brustflosse schon früher eingeleitet war und es nur einer geringen Drehung des vorderen Endes der Basis nach oben bedurfte, um dieselbe zu vollenden, musste die noch in primärer Horizontal-Stellung befindliche Beckenflosse durch Andrängen ihrer ventralen Fläche gegen das dichtere Medium ihrer nunmehrigen lokomotorischen Aufgabe gerecht werden. Dadurch kam es dann im Laufe der Stammesentwickelung, indem der proximale Flossenabschnitt stärker beansprucht wurde, zu der erwähnten Drehung und jetzigen Stellung derselben. Für diese Ansicht von der Entstehung der veränderten Stellung der Ceratodusextremität kann ich natürlich keine Beweise erbringen, sie ist eine Hypothese, deren eventuelle Richtigkeit bloss durch die genaue Kenntnis der Ontogenie erbracht werden kann. Im Gegenteil erscheint sogar die Annahme, dass fast sämtliche oder alle Rumpfsegmente an der Extremitätenbildung sich beteiligen, gegen die Ansicht zu sprechen, dass schon in der Lage der Seitenleiste der Grund für die veränderte Stellung der Extremität gegeben wäre. Ich glaube jedoch, es könnte sich vielleicht auch noch um eine in der Ontogenie sich abspielende Drehung der Flossenbasis handeln, wie wir sie bei höheren Wirbeltieren auftreten sehen, so dass beide Prozesse ineinandergreifen und sich summieren. —

Sehen wir von der veränderten Stellung der Ceratodus- und Selachierextremität zum Rumpfe ab, so können wir sagen, dass die verschiedene Form beider beruht, erstens auf der verschiedenen Wachstumsrichtung — und zweitens auf der verschiedenen Intensität der Konzentration.

Im folgenden möchte ich es versuchen, einen Beitrag zur Lösung des Streites zu geben, welcher seit Bekanntwerden der Ceratodusflosse durch Günther unentschieden hin- und herschwankte, bald zu Gunsten der Ansicht, dass die uniseriale Selachierflosse von der biserialen Ceratodusflosse abzuleiten wäre, bald zu Gunsten der entgegengesetzten, dass die uniseriale Form

die primitivere sei und die phylogenetische Entwickelung in umgekehrter Richtung führe. Über das in der Litteratur über diese Frage vorliegende habe ich schon berichtet, und will nur kurz nochmals wiederholen, dass die Lehre von der biserialen Grundform ihre Vertreter in Gegenbaur, Huxley, Bunge, v. Davidoff, Fritsch und Smith Woodward fand.

Denken wir jedoch an die starke laterale Ausdehnung der Ceratodusflosse, an die ausserordentliche Konzentration ihrer Flossenbasis, welche wiederum der Extremität eine erhöhte Beweglichkeit verleiht und offenbar von einer ursprünglichen kontinuierlichen Brustbeckenflossenanlage viel weiter entfernt ist, als die mit breiter Basis dem Rumpfe ansitzende Selachierflosse; denken wir ferner an die veränderte Stellung der Flossenbasis zum Rumpfe und endlich an die völlige Übereinstimmung beider Flossenpaare in ihrem Baue, so sind das doch alles Zeichen einer sekundären höheren Differenzierungsstufe, denen wir anderseits bloss das primitive Verhältnis in die Wagschale legen können, dass sich höchst wahrscheinlich alle oder doch fast alle Rumpfsegmente an der Extremitätenbildung beteiligen.

Dieser letztere Umstand berechtigt aber nur zu dem Schlusse, dass die in der Ceratodusflosse vorliegende Form der Dipnoerextremität sich frühzeitig von einer Urform abgezweigt haben muss, aus der anderseits auch die Flossenform recenter Haie hervorgegangen zu denken ist.

Wie verträgt sich aber diese Folgerung mit der Thatsache, dass sich bei dem alten Selachier-Geschlecht der Xenacanthiden, welche mit Ausnahme der Flossen in ihrem sonstigen Bau kaum von den Notidaniden abweichen (Fritsch), eine nach biserialem Typus gebaute Brustflosse sich findet?

Fritsch fasste dieselbe als Übergangsstufe der Ceratodusextremität zur Selachierflosse auf. Er schreibt: „Die Brustflossen entsprechen denen von Ceratodus mit Verlust einiger präaxialen Strahlen. Dies mag dadurch erklärt werden, dass diese Strahlen

infolge ihrer Lage am ersten zu leiden hatten und so nach und nach verloren gingen. Bei den Gattungen Orthacanthus, Pleura- und Xenacanthus kann man eine allmähliche Reduktion der Glieder des Hauptstrahles beobachten, und die Brustflosse von Xenacanthus ist wegen der Verkürzung des Hauptstrahles schon der Flosse eines recenten Haies viel näher, als die von Pleuracanthus. Die Reduktion ging allmählich weiter und jetzt findet man bei den Haien nur noch drei Glieder des ehemaligen Hauptstrahles, die man als Pro-, Meso- und Metapterygium bezeichnet und denen man nach meiner Ansicht eine allzugrosse Bedeutung beilegte. Dass man diese Phasen nicht am Embryo der jetzigen Haie wiederfindet, mag noch kein Beweis sein, dass dies in der Phylogenie der Reihe von Orthacanthus bis zum jetzigen Heptanchus nicht vorgekommen wäre.

Fritsch ist, wie ersichtlich, in Bezug der Relation zwischen Ceratodusflossenachse und Selachierflossenskelett zu dem gleichen Schlusse gekommen wie ich durch meine embryologischen Untersuchungen; aber die Deutung ihrer phylogenetischen Entstehung ist die entgegengesetzte.

Betrachten wir die auf Textfigur 9 kopierte Brustflosse von Xenacanthus und suchen wir uns zunächst über ihre mutmassliche Lage am Rumpfe zu orientieren, so halte ich, nach meiner früheren Darstellung, die stärkere, zahlreichere Strahlenreihe für die präaxiale, die weniger zahlreiche und schwächere für die postaxiale. Ich kann daher Fritsch nicht zustimmen, wenn er auf seiner Restaurationsfigur von Xenacanthus den Brustflossen die entgegengesetzte Lage giebt, und die frühere von Brogniart und Döderlein gegebene Darstellung für unzutreffend erklärt.

Fritsch sagt: „Bei Vergleichung mit der Notidanidenbrustflosse überzeugt man sich leicht, dass dies (die von Brogniart und Döderlein gegebene Stellung) die unnatürliche Lage ist, und dass die mit weniger und schwächeren Strahlen versehene

Seite im Leben nach unten und vorne gekehrt war, und die mit vielen, grossen Strahlen versehene nach hinten und oben."

Aus dieser Darstellung resultiert eine nach vorn geneigte Lage der Flossenbasis, während dieselbe bei Selachiern gerade umgekehrt, von oben und vorn nach hinten und unten verläuft; was bei Heptanchus, wie ich mich selbst überzeugte, deutlich ausgesprochen ist.

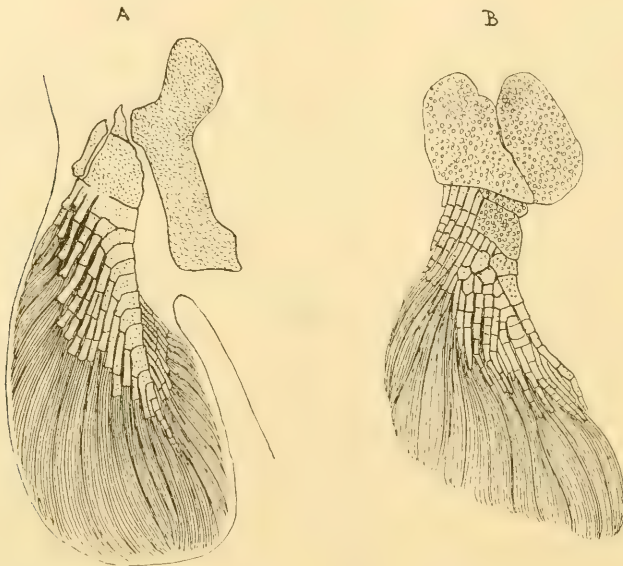


Fig. 9.

Zählen wir die vorhandenen Strahlen der Brust- und Beckenflosse, Textfigur 9 A und B, so erhalten wir ungefähr die Zahl 30 für die erstere, die Zahl 22 für die letztere. Nehmen wir nun selbst eine grössere Zahl derselben an, um keinen Fehlschluss zu thun, so bleibt die halbe Summe derselben doch noch weit hinter der Zahl der Rumpfwirbel zurück, die nach der Restaurationsfigur von Fritsch über 40 beträgt. Das gleiche Verhältnis lässt sich auch bei Pleuracanthus und Orthacanthus

nachweisen. Es ist hierin aber ein Charakteristikum gegeben, welches die paarigen Flossen der Xenacanthiden von denen der Dipnoer entfernt und jenen der recenten Selachier nähert, denn es beteiligen sich mithin auch bei diesem alten Selachiergeschlecht schon nicht mehr sämtliche Rumpfsegmente an der Flossenbildung, sondern eine gewisse, zwischen Brust- und Beckenflossenanlage gelegene Zahl derselben verlor ihre einstige Beziehung zu denselben, wie bei den meisten recenten Selachiern.

Diese Übereinstimmung wird noch grösser, wenn wir den Versuch machen, die äussere Flossenkontour zu restaurieren. Ich habe auf Textfig. 9 A, die nach meiner Ansicht denkbare Form derselben aufgezeichnet. Darnach hätten wir eine breite Flossenbasis vor uns, fast so wie bei den recenten Haien, und keineswegs die bei den Dipnoern beobachtete starke Konzentration derselben. Es kommt dies auch an dem Skelete zum Ausdruck. Wäre nämlich die Konzentration der Basis eine so grosse, wie bei Ceratodus, so müsste die Achse von gleicher Höhe ab, beiderseits mit Strahlen besetzt sein, nicht aber, wie dies der Fall, die proximale Hälfte der postaxialen Seite der Achse von solchen frei bleiben. Es ist dieses strahlenfreie Stück des Basale (Achse), wohl jener Abschnitt des Skeletes, welcher dem primären Basale entspricht und sich durch basale Konkrescenz der Strahlen weiter bildete. Median desselben müssen die Nerven für den distalen Flossenabschnitt im Bogen durch die Basis gezogen sein, gerade, wie ich es für die von mir untersuchten Selachier geschildert habe.

So zeigt die Xenacanthusbrustflosse, wie ich glaube, mit Ausnahme der äusserlichen Ähnlichkeit in der Skeletform, kein typisches Merkmal der Ceratodusflosse, und ich halte daher auch für dieselbe den Schluss aufrecht, dass dieselbe nicht, wie Fritsch meint, aus der Ceratodusflosse abgeleitet werden kann.

Dieser Gedanke war für mich auch deshalb völlig unwahr-

scheinlich, weil ich zu der Annahme gezwungen war, dass die Dipnoer als Vorfahren der Selachier, trotzdem sich in dem Bau ihrer Extremitäten von der Urform einer kontinuierlichen Brust-Beckenflossenanlage viel weiter entfernt hätten, durch die starke Konzentration ihrer Flossenbasis, als die späteren Selachier selbst.

Vergleichen wir aber das Skelet der Xenacanthusbrustflosse mit dem eines Notidaniden oder eines anderen recenten Haies (Textfigur 5), mit Ausnahme der in ihrer äusserer Skeletform sekundär veränderten Formen (Rochen) so finden wir die grösste Übereinstimmung derselben und den einzigen Unterschied nur darin, dass die Wachstumsrichtung der Xenacanthusbrustflosse, in ihrem distalen Abschnitt, disto-lateral, ungefähr der 18. Knospe entsprechend vor sich gegangen ist, während bei den recenten Selachiern eine mehr distale Richtung meist überwiegt und dadurch eine biseriale Strahlenanordnung mehr oder weniger verschwindet, und zweitens in der etwas stärkeren Concentration, welche wiederum eine etwas geringere Basislänge mit sich bringt.

Es spricht dieses Verhalten auch gegen die bisher herrschende Ansicht in der uniserialen und biserialen Skeletform an und für sich etwas prinzipiell Verschiedenes zu erkennen und mahnt andererseits zur Vorsicht, bei Schlüssen durch das alleinige Studium des Skeletes. Nur bei gleichzeitiger Berücksichtigung aller anderen an der Flossenbildung massgebenden Faktoren ist dasselbe im stande in der Extremitätenfrage ein entscheidendes Wort mitzureden.

In der jüngst entdeckten Brustflosse von Cladodus fyleri, einem Selachier aus der Kohlenformation in Ohio glaubte Smith Woodward gleichfalls einen Beweis für die Richtigkeit der Anschauungen von Fritsch zu finden.

Smith Woodward schreibt: „in the opinion of the present writer, the pectoral fin of this shark, at last reveals one of the least-modified conditions of the endosceleton of the lateral fin

fold that can be expected in a fish in which this fold is already subdivided into its ordinary two remnants. No fused basals can be detected with certainty in any of the specimen the writer has examined. The most singular feature of the fin consists in the evidence it affords of that crowding and concentration we have already observed in the differentiated median fins of the earlier fishes."

Ich stimme dem Autor vollkommen bei. Wir haben es hier wohl mit einer sehr primitiven Form zu thun, welche wenn ich sie mit einem Embryonalstadium eines recenten Selachiers vergleichen wollte, jenem der ersten Skeletanlage entspräche, bei welchem sich aber von der ersten basalen Spange zwischen sämtliche Muskelknospen Strahlen entwickelt und sekundär abgegliedert hätten. Die ganze Verlaufsrichtung der Strahlen lassen aber kaum einen Zweifel zu, dass hier gleichfalls ein solches der Flossenbasis entsprechendes breites Basale vorhanden gewesen sein muss. — Indem Smith Woodward die parallelstrahlige Cladodusflosse dem Typus des Archipterygiums von Gegenbaur unterordnet, gelangt er in Bezug auf die Entstehung der Ceratodusflosse genau zu dem gleichen Resultate, wie ich gleichzeitig und unabhängig durch embryologische. Aber trotzdem hält Smith Woodward die biseriale Form der Ceratodusflosse für die Urform und sagt: „Whether or not the biserial „archipterygium" results from the crowding of the parallel cartilaginous rays as now suggested, or whether it arises much like the dorsal fin of Holoptychius as supposed by Dr. Anton Fritsch, Palaeontology appears to have demonstrated that this is the type of paired fin from which all later forms have been derived by abbrevation. Among Elasmobranchii, the Carboniferous and Permian genera Xenacanthus and Pleuracanthus also demonstrate how, by abbrevation and by thy atrophie of the hinder (or postaxial) border, the same change has taken place; and clearer proof of the identity of the Selachian metapterygium with the axis of the so-called „archipterygium" can scarcely be required."

Ich kann mich dieser Ableitung in keinem Punkte anschliessen und bleibe auch Smith Woodward gegenüber bei der Ansicht, dass die Selachierflosse nicht aus der Ceratodusflosse hervorgegangen sein kann.

Gehen wir nun zu der entgegengesetzten, von Balfour, Haswell, Dohrn und zahlreichen anderen Autoren vertretenen Ansicht über, so vermag ich derselben auch nicht unbedingt beizutreten. Wir sahen, dass bei der grössten Zahl recenter Selachier und wie ich zeigen konnte, auch bei den paläontologischen Formen der Xenacanthiden in dem Bau der paarigen Extremitäten eine höhere Differenzierung in der Weise Platz gegriffen hat, dass nicht mehr sämtliche Rumpfsegmente zu ihrem Aufbau beitragen, sondern eine wechselnde Zahl derselben hievon ausgeschaltet wurde; was mit einer Abnahme der Radienzahl der Flosse Hand in Hand geht. Es macht sich also bei den Selachiern eine verschiedene Entwickelungstendenz geltend, gegenüber den Dipnoern, so dass dieselben nicht direkt als eine höhere Entwickelungsstufe der ersteren aufgefasst werden können.

Beide glaube ich müssen von einer gemeinsamen Urform ihre Abstammung genommen haben, welche aber weit zurückzuverlegen ist, da die Dipnoer des Devons schon genau die gleichen Flossen des recenten Ceratodus zeigen.

Sollte sich jedoch durch die Ontogenie oder eine genaue Präparation erwachsener Tiere herausstellen, dass auch bei Ceratodus nicht mehr alle Rumpfsegmente an der Flossenbildung teilnehmen [1]), so wäre meine Deduktion dahin zu ändern, dass nunmehr die Ceratodusflosse direkt von der Selachierflosse abgeleitet werden und die Xenacanthusbrustflosse und die von Cladodus als Zwischenstufen aufgefasst werden könnten.

[1]) Es könnte ja die grosse Zahl der Flossenstrahlen theilweise auf einer secundären Gliederung beruhen.

Zum Schlusse dieses Abschnittes über die paarigen Extremitäten der Selachier und Dipnoer, will ich versuchen, in kurzem eine Skizze der phylogenetischen Entwickelungsreihe derselben zu geben, so weit embryologische und paläontologische Befunde hierzu reale Anhaltspunkte liefern.

Ausgehen wollen wir von jener hypothetischen Urform einer gemeinsamen Brustbeckenflossenanlage mit parallel gestellten getrennten Strahlen, deren einstige Existenz durch das Verhalten der unpaaren Flossen sowohl, als auch durch die bei manchen recenten Selachiern vorkommende kontinuierliche erste Anlage derselben, wohl sicher anzunehmen ist.

Was für Ursachen führten aber die Gliederung dieser einheitlichen Flosse in einen Brust- und Beckenflossenabschnitt herbei?

Smith Woodward sagt in Bezug der medianen Flossen, dass die Gliederung der ursprünglich einheitlichen Flossenanlage entweder durch Schwund des Hautsaumes an gewissen Stellen und folgender Degeneration der Flossenträger, oder meistens durch das Zusammenrücken der Flossenträger gegen bestimmte fixe Punkte erfolge.

Diese Beobachtung auf die paarigen Flossen übertragend, kommt er zu dem Schluss, dass es sich bei der Bildung der unpaaren und paarigen Flossen um die gleichen Vorgänge handle, nur mit dem Unterschied, dass bei den letzteren bloss die zweite Art der Gliederung der ersten kontinuierlichen Anlage durch das Zusammenrücken (crowding together) der Flossenträger sich finde. Er meint: „The results being the same, the causes ore presumably the same; and it is an interesting problem to determine why both the dorsal fold and the lateral fold when subdivided by concentration, inveriably persists only at two points.“

Ich möchte es versuchen, diesem Problem etwas näher zu treten. Denken wir uns die ursprünglich kontinuierliche Ex-

tremitätenanlage, sei es nun unpaar oder paarig, nicht mehr in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmässig beansprucht, so werden die eine grössere Arbeit zu leistenden Abschnitte derselben mit stärkerem Wachstum hierauf reagieren und die damit in Scene tretende Konzentration i. e. das Zurückbleiben der Flossenbasis gegenüber dem Rumpfe in der Längsausdehnung führt die Trennung der ersten Anlage herbei.

Als ich bei dem Studium der Selachierflossenentwickelung auf diesen Gedanken kam, suchte ich nach einer gleichartigen Erscheinung bei den unpaaren Flossen. Sowohl die beiden Anales (Steuerflossen nach Fritsch) von Xenacanthus decheni als auch die hintere Dorsalis von Holoptychius (Glyptolepis leptopterus), welche Smith Woodward als Beispiele für die zweite Art der „subdivision of the once continous fin“ citiert, zeigen ein starkes Längswachstum, und zählen wir die verschmolzenen Strahlen beider Anales von Xenacanthus decheni und die Zahl der auf sie treffenden Wirbel, so wird die Kontinuität der medianen Flosse wiederhergestellt, wenn wir die Konzentration uns rückgängig gemacht denken. Das gleiche ist der Fall zwischen der dritten Dorsalis und Caudalis der Coelacanthinen und zwischen der Dorsalis und Caudalis von Polypterus, worauf O. M. Reis (32) aufmerksam machte.

Aber auch an dem Nervenverlauf können wir das Abrücken der Rumpfsegmente von der Flossenbasis wie bei den paarigen Flossen konstatieren. Ich mache hier bloss auf die von P. Mayer (28) gegebenen Abbildungen und namentlich auf die Darstellung des Nervenverlaufes der Dorsales von Centrophorus und Centrina aufmerksam. Auch die von weit proximal zur Flosse ziehenden Muskelbündel zeigen den gleichen Vorgang an.

Gleichzeitig mit diesem Konzentrationsprozess ist jedoch noch ein anderer Faktor massgebend bei der Trennung der ersten paarigen Flossenanlage. Wie bei den unpaaren, fällt unter

gewissen Bedingungen ein Teil derselben (wohl durch veränderte Gleichgewichtsbedingungen unnötig geworden, man könnte an eine Verlängerung des Rumpfes denken) der Reduktion anheim, während die so getrennten bleibenden Abschnitte ihr ferneres Wachstum beginnen.

Es können also beide Vorgänge nebeneinander und miteinander sich abgespielt haben und gerade dadurch wird die ausserordentliche Variabilität der Formen bedingt.

Bleiben wir zunächst bei dem ersten Fall.

Mit der in gleichem Masse fortschreitenden Konzentration durch die sich allmählich lateral vergrössernde Flosse werden ihre Komponenten mit zunehmendem Wachstum basal immer enger aneinander gedrängt und endlich kommt es zum Zusammenfluss der medialen Strahlenenden. Es bildet sich das erste primäre Basale aus, von dem die Strahlen sich nun abgliedern.

Diese Form ist bei den unpaaren Flossen ein ausserordentlich häufiger Befund.

Hierher gehören, um einige Beispiele bei recenten Haien anzuführen, die Dorsalis und Analis von Heptanchus, die Dorsalis von Squatina, von Acanthias, von Zygaena, von Centrophorus, Centrina, Torpedo etc., aber auch bei den Scylliden finden wir Andeutungen eines gleichen Vorganges.

Von paarigen Flossen ist aus diesem frühen Entwickelungsstadium noch keine bekannt.

Ist dieser Gedankengang richtig, so glaube ich, wird in jeder Flosse, in welcher überhaupt ein Basale sich findet, dieses wohl auch gleichzeitig mit den Strahlen ontogenetisch in Erscheinung treten und daher zuerst sichtbar werden, wie wir dies bei den paarigen Flossen der untersuchten Selachier fanden. — Dies auch bei jenen unpaaren, die ein Basale aufweisen, zu konstatieren, war mir von grosser Wichtigkeit. Leider aber war mein Material hierzu nicht ausreichend. Mein ältestes Stadium, von welchem ich eine Sagittal-Schnittserie durch die Dorsales von Torpedo

besitze, zeigte allerdings genau in der Flossenbasis wie bei den paarigen Flossen eine Zellverdichtung, die ich nicht anders als als Vorstufe des Skeletes deuten kann, aber nicht mit voller Sicherheit, da das Gewebe noch nicht histologisch zu Prochondrium differenziert ist und mir ein weiteres Stadium mit auswachsenden Strahlen fehlt.

Gewann aber so die Flosse durch Verschmelzung ihrer Strahlen grössere Festigkeit, welche sich noch durch ein beginnendes Einwachsen des primären Basale ventral in die seitliche Rumpfwand erhöhte, so suchte dieselbe der anderseits verminderten Beweglichkeit durch weitere Gliederung ihrer Strahlen und dadurch Rechnung zu tragen, dass das Basale eine freiere Lage zum Rumpfe bekam.

Hier sind nun zwei Möglichkeiten in's Auge zu fassen. Erstens können wir annehmen, dass die Lage des ersten primären Basale zunächst lateral, zwischen den die Flossenmuskulatur versorgenden dorsalen und ventralen Spinalnervenästen war und also zunächst ohne Beziehung zu denselben stand. Nun rückte das distale Ende desselben von den Rumpfmyotomen lateralwärts weiter ab, während das proximale Ende in entgegengesetzter Richtung tiefer in die Rumpfwand sich eingrub, die ihm in den Weg fallenden Spinalnervenäste in sich einschloss und endlich zum besseren Halt für die immer freier bewegliche Flosse, in ventraler Richtung zunächst, die Bildung des Extremitätengürtels begann.

Wie aus dem in Textfigur 10 abgebildeten Schema der Beckenentwickelung nach Thacher und Mivart hervorgeht, vertraten dieselben diese Ansicht und Balfour schloss sich ihnen gleichfalls an.

Die zweite Möglichkeit wäre folgende: Das primäre Basale beginnt von seiner Lage zwischen den dorsalen und ventralen Ästen der Flossennerven aus, zur besseren Stütze der Extremität

in seiner ganzen Ausdehnung sich ventral zu vergrössern und dasselbe muss daher eine der Zahl der Flossennerven entsprechende Anzahl von Nervenlöchern aufweisen [1]). Mit gesteigerten Ansprüchen an die Beweglichkeit der Flosse und weiterem Wachstum der freien Extremität verschmälert sich nun der ventrale Abschnitt in disto-proximaler Richtung und die dadurch frei werdende laterale Partie rückt weiter in die Flosse. Der proximale Abschnitt des primären Basale mit seiner ventralen Verlängerung aber, bleibt konstant und der frei gewordene distale gliedert sich endlich als Basale metapterygii von der nunmehr als selbständiger Extremitätengürtel aufzufassenden vorderen

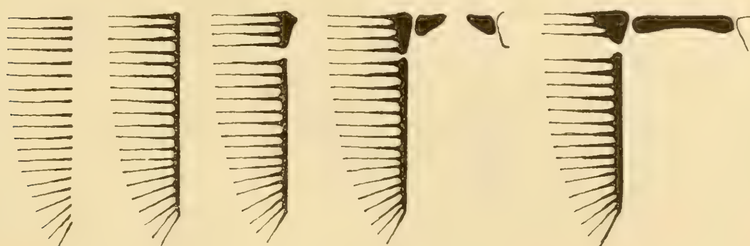


Fig. 10.

Partie ab, welche zum sicheren Halt nun auch dorsal auszuwachsen beginnt.

Zum Schluss löst sich auch noch der proximale laterale Abschnitt des primären Basale mit den ihm ansitzenden Radien von der ventralen Partie ab. (Textfigur 11).

Für diese zweite Art der Gürtelbildung spricht die ganze Ontogenie der paarigen Flossen, ferner das breite Basale (Beckenplatte) von Chlamydoselachus anguineus, das wie Textfigur 4

[1]) Es wäre jedoch auch an die Möglichkeit zu denken, dass bereits in der Urflosse jeder Strahl einen selbständigen Träger besass, der sich ventral in die seitliche Rumpfwand erstreckte und dass das erste primäre Basale gleich mit seiner ventralen Partie aus der Konkrescenz dieser Einzelteile hervorging.

zeigt, sieben Nervenlöcher aufweist und welches ventral bereits mit der anderen Seite verschmolzen ist. Hier wäre die Reduktion der ventralen Partie ungefähr bis zu dem Grade der Fig. 11 D gediehen. Aber auch die breiten Basalplatten der Xenacanthidenbeckenflosse sind glaube ich leichter mit dieser letzten Ansicht im Einklang zu bringen.

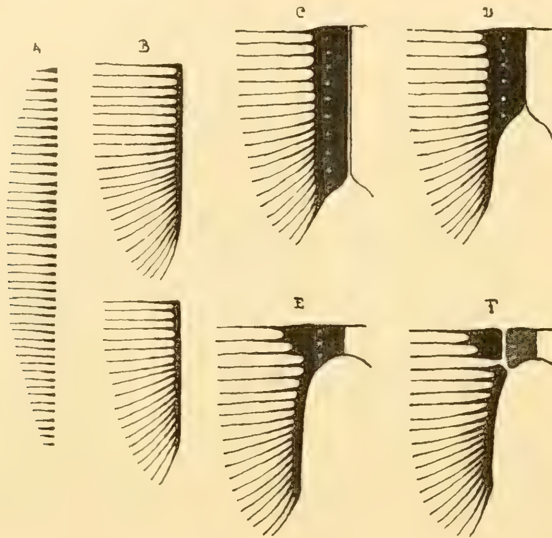


Fig. 11.

Schematische Darstellung meiner Ansicht der phylogenetischen Entwickelung des Selachierbecken.

A Kontinuierliche Brustbeckenflosse mit getrennten Strahlen.
B Bildung der ersten primären Basalia durch die Konzentration.
C Ventrale Vergrösserung desselben in toto.
D Verschmälerung in proximaler Richtung unter Bildung eines Basale metapterygii.
E Weitere Verschmälerung; Verschmelzung der vordersten Radien.
F Abgliederung des Basale meta- und propterygii von dem Becken und von einander.

Diese Art der Entwickelung führt zu der Extremitätenform jener primitiven paarigen Flossen der Selachier, an deren Aufbau sich sämtliche Rumpfsegmente beteiligen.

Denken wir uns nun durch starkes Längswachstum der Flosse die Konzentration allmählich sehr ausgiebig werden, so dass die Muskelknospen basal auf eine schmale Strecke zusammengedrängt werden und die dazwischen auftretenden und verschmelzenden Strahlen ein nur sehr kurzes primäres Basale erzeugen, welches in seiner ganzen Ausdehnung in die Rumpfwand sich vergrössert, so unterbleibt selbstverständlich die sekundäre Angliederung eines distalen Abschnittes und die Strahlen artikulieren basal sämtlich verschmolzen als einheitliches Skeletstück mit dem sich abgliedernden schmalen Gürtel.

Diese Art der Differenzierung führt zu der Dipnoerflosse, falls sich an ihrer Bildung in der That alle Rumpfsegmente beteiligen.

Das über die Konzentration und Gürtelbildung eben gesagte, können wir aber in gleicher Weise auch für die phylogenetische Differenzierung jener paarigen Extremitäten gelten lassen, welche aus der ersten einheitlichen Anlage durch Ausfall einer gewissen Zahl von Rumpfsegmenten an der Flossenbildung entstehen. Ich denke mir dann folgende Einteilung:

I. Hypothetische Urform. Kontinuierliche Brust-Beckenflossenanlage mit getrennten Strahlen.

II. Erste Gliederung in eine Brust- und Beckenflosse durch die Konzentration. Es beteiligen sich sämtliche Rumpfsegmente an ihrer Bildung.

a) Geringe Konzentration, deshalb horizontal breites primäres Basale, das in seiner ganzen Ausdehnung in die Rumpfwand sich fortsetzt und weiterhin sich in proximaler Richtung unter Bildung und Abgliederung eines Basale metapterygii sich verschmälert.

Gewisse recente Selachier.

b) Starke Konzentration, daher schmales primäres Basale, das in seiner ganzen Ausdehnung in die Rumpfwand sich fortsetzt.

Dipnoer.

III. Ausfall einer verschieden grossen Zahl von Rumpfsegmenten an der Flossenbildung.

a) Geringe Konzentration bei zahlreicheren Strahlen. Breites primäres Basale etc. wie bei II a.

Meiste recente Selachier. Ganoiden.

b) Geringe Konzentration bei wenigen Strahlen. Schmäleres primäres Basale, das durch die Verschmälerung seiner ventralen Partie leicht in seine ursprünglichen Komponenten zerfällt.

Ganoiden.

c) Starke Konzentration bei zahlreicheren Strahlen. Schmales primäres Basale und schmaler Gürtel.

Eventuell Dipnoer.

d) Starke Konzentration bei wenigen Strahlen.

Amphibien.

Nachtrag.

Vorliegende Untersuchungen über Selachier und Dipnoer waren vollendet und die Resultate niedergeschrieben, als Wiedersheim's grosses Werk: „Das Gliedmassenskelet der Wirbeltiere" erschien.

Ich konnte dasselbe im laufenden Texte nicht nachträglich berücksichtigen, ohne völlige Änderung desselben, und so möchte ich in folgendem die Befunde und Folgerungen dieses Autors, soweit sie sich auf Selachier und Dipnoer erstrecken, mit den meinigen vergleichen.

Wiedersheim untersuchte die Entwickelung der paarigen Flossen bei Pristiurus, Acanthias und Scyllium, die der Bauchflosse auch noch bei Torpedo.

Auf die erste Anlage der paarigen Extremitäten, den Knospungsvorgang an den Urwirbeln, auf die Zahl der Muskelknospen und das Verhalten der zugehörigen Nerven geht Verfasser nicht näher ein; die genaueren Angaben beziehen sich vorwiegend auf das Skelet. Die erste Entstehung desselben in der Selachier-Beckenflosse schildert Wiedersheim folgen-

dermassen: „Die Flosse lässt, weiter auswachsend, eine Reihe von getrennten Knorpelstrahlen entstehen. Dieser Bestand dauert nicht lange an, indem die einzelnen Radien, von vorne, d. h. von der Kopfseite her beginnend, zu einer kontinuierlichen Knorpelspange zusammenfliessen, welche allmählich mit ihrem proximalen Ende in die Rumpfwand einwuchert. Hier trifft sie auf einen vorher gebildeten ganz ähnlichen, aus indifferentem Mesoblastgewebe gebildeten Gürtel, wie ein solcher viel früher bereits weiter caudalwärts entstanden und später wieder geschwunden war. Indem nun die Wucherungszone des Gürtelknorpels von beiden Seiten her immer mehr gegen die ventrale Mittellinie vorrückt, kommt es endlich zu einem Zusammenfluss.“

Als ich diese, von meiner Darstellung der ersten Skeletbildung, so völlig divergente Beschreibung Wiedersheim's las, welche die Dohrn'schen Befunde bestätigt, ging ich sofort nochmals an die Untersuchung der betreffenden Stadien, ohne aber dadurch meine Ansicht in irgend einem Punkte ändern zu müssen.

Dass bei der Entwickelung der Torpedo-Beckenflosse ein Stadium mit getrennten Strahlen nicht vorkommt, sondern die beschriebene basale Prochondralspange (primäres Basale) die erste nachweisbare Anlage des Skeletes ist, glaube ich durch einen Hinweis auf Fig. 30 und 31 genügend zu beweisen; denn nicht nur, dass auf Fig. 30 das zwischen der Nervengabel liegende proximale Ende des Basale (*pb*) nach aussen zwischen die Muskelknospen (*dkn* und *vkn*) sich nicht fortsetzt, sehen wir auf dem weiter distal liegenden Schnitt der Fig. 31 wohl zwei dorsale und ventrale Knospen ihrer distal geneigten Lage wegen getroffen, aber zwischen den beiden lateralen keine Spur einer Strahlenbildung, welche doch gerade hier sich auf Querschnitten am allerersten erkennen lassen müsste.

Aber nicht nur bei Torpedo, sondern in derselben Weise auch bei Pristiurus und Mustelus konnte ich das Fehlen eines Stadiums mit getrennten, in der Flossenlichtung liegenden Strahlen sicher nachweisen, obwohl allerdings nur Querschnittserien durch eine Reihe zeitlich dicht aufeinanderfolgenden Stadien die sichere Feststellung dieser Verhältnisse gestatten, während eine einzige Horizontalschnittserie des betreffenden Stadiums sofort jeden Zweifel behebt. Letztere standen mir für Torpedo und Mustelus zur Verfügung.

Leider giebt Wiedersheim in seinem Atlas keine Abbildung der betreffenden Präparate. Es wäre dies um so nötiger gewesen, da man in der Dohrn'schen Arbeit gleichfalls eine solche vermisst.

Für die Auffassung der Phylogenie des Extremitätenskeletes ist ja scheinbar der verschiedene Befund ein gleichgültiger, aber auch nur scheinbar, denn ich kann mir nicht denken, dass bei der recenten Selachierflosse, an welcher zur Zeit der ersten Skeletbildung die Konzentration eine so vorgeschrittene ist, dass selbst Muskel und Nerven basale Anastomosen eingehen, das viel labilere Skeletgewebe sich von den Folgen derselben frei gehalten hätte.

Bei der Beschreibung der Brustflossenentwickelung erwähnt Wiedersheim den gleichen Vorgang. Er sagt: „Auch hier entstehen zuerst die fächerförmig gegen das spätere Schultergelenk konvergierenden und anfangs vollständig von einander getrennten Knorpelstäbchen. Diese vereinigen sich proximalwärts zu einer Basalplatte. Letztere wächst genau so, wie ich es von der hinteren Gliedmasse beschrieben habe, in die Somatopleura ein, zieht sich aber innerhalb derselben, zunächst nicht, wie man nach Analogie mit dem Becken erwarten könnte, sehr weit in die ventrale Rumpfwand hinein, sondern wächst wie schon erwähnt, zuerst rasch dorsalwärts aus und bildet so die Pars scapularis. Bald beginnt der Knorpel sich unter Bildung

der Pars coracoidea auch ventralwärts auszudehnen, wobei er sich auf's engste an das Epithel des Perikardiums hält, und der Zusammenfluss der beiderseitigen Anlagen ist der letzte Akt in der Anlage des Schultergürtels und es existiert somit auch bei der vorderen Extremität ein Entwickelungsstadium, wo dieselbe mit ihrem zugehörigen Gürtel eine einheitliche, nur von Nervenlöchern unterbrochene Knorpelmasse bildet, so dass also das Schulter- wie Hüftgelenk durch einen Resorptionsprozess zustande kommt."

Diese ganze Beschreibung gilt, wie Wiedersheim ausdrücklich hervorhebt, für das Knorpelstadium des Skeletes. Das stimmt jedoch nach meinen Befunden nicht mit der Angabe, dass zunächst völlig getrennte Strahlen auftreten, welche sekundär in proximo-distaler Richtung zu einem Basale verschmelzen, welches an seinem vorderen Ende in die seitliche Rumpfwand einwächst. Oder soll diese Angabe bloss den fortschreitenden Verknorpelungsprozess anzeigen? Dass kann aber auch nicht sein, denn Wiedersheim weist sofort darauf hin, dass Balfour zu alte Entwickelungsstadien untersucht habe, bei welchen der Zusammenfluss der Einzelradien zu einem Basale schon erfolgt war und er daher das letztere als ein primäres, statt als ein sekundäres Gebilde aufgefasst habe, während Dohrn ganz das richtige getroffen habe.

Aber Balfour sagt von dem Stadium der ersten Skeletbildung: „When first visible it (the cartilagineous sceleton) differs histologically from the adjacent mesoblast simply in the fact of its cells being more concentrated; while its boundary is not sharply marked."

Es handelt sich also doch wohl um die erste Anlage des Skeletes und statt Knorpel, hiesse es besser Vorknorpel; aber dann müsste Wiedersheim das im Prochondralstadium schon scharf begrenzte breite Basale übersehen haben, von dem die Strahlenbildung ihren Ausgang nimmt.

Aber auch für das erste Knorpelstadium ist die Beschreibung nicht ganz zutreffend, denn weder bei Torpedo noch bei den untersuchten Squaliden sah ich jemals die schon am Ende des Prochondralstadiums eingeleitete Abgliederung wieder rückgängig gemacht werden; immer blieben die einzelnen verknorpelnden Abschnitte durch eine Schichte dunkel gefärbten Vorknorpelgewebes von einander getrennt und ich kann daher das von Wiedersheim beschriebene Stadium einer einheitlichen Masse des Skeletes der freien Extremität mit der betreffenden Gürtelzone nur für das Vorknorpelstadium gelten lassen. Es setzt auch der Verknorpelungsprozess, wie Seite 37 erwähnt, in dem Basale zuerst ein.

Wiedersheim konstatiert, dass bei der Brustflosse die dorsale, bei der Beckenflosse hingegen die ventrale Gürtelhälfte sich zuerst anlege und ebenso verknorpele. Ich fand bei der Brustflosse von Torpedo, dass sowohl im Prochondralstadium wie auch bei der Verknorpelung der ventrale Abschnitt vorauseilt, während bei Pristiurus und Mustelus beide Abschnitte fast gleichzeitig entstehen und chondrifizieren.

Was die erste Anlage des Iliums betrifft, so konnte ich dieselbe bei Torpedo schon im Stadium der ersten Basalspange nachweisen. Dies gelingt hier mit Sicherheit, weil der dorsale Ast des 3. Flossennerven von dem dorsalen Beckenfortsatz umwachsen wird und in einen Kanal durch die Basis desselben zieht. Fig. 30.

Im vollen Einklang mit Wiedersheim befinde ich mich in Bezug der Bildung des Schulter- und Hüftgelenkes durch Resorption, nur muss ich dazu bemerken, dass der Beginn dieses Prozesses noch in das Prochondralstadium fällt.

Aus dem grossen Kapitel, das Wiedersheim den Dipnoern widmet, will ich bloss den Gedanken einer Beckenentwickelung von Ceratodus herausgreifen und dann auf den Versuch dieses

Autors, das Werden der biserialen Flosse aus der uniserialen zu erklären, näher eingehen.

„Im Hinblick auf die Beckengenese,“ schreibt Wiedersheim, „muss man — darauf weisen alle Wirbeltiere hin — von einer paarigen bilateral symetrischen Anlage ausgehen, und es ist mehr als wahrscheinlich, dass es sich hier so gut wie bei Selachiern um ein Einwachsen eines Komplexes von Knorpelstrahlen von der freien Extremität her handelt. Wie dies des näheren zu denken ist, vermag ich natürlich um so weniger zu sagen, als sich die Frage durch den biserialen Charakter der Gliedmassen noch kompliziert. — Ein Hauptunterschied zwischen dem Selachier- und dem Holocephalen-Becken einer-, sowie dem Dipnoer-Becken anderseits, besteht in der Ausdehnung desselben in transverseller Richtung.“

Nach Wiedersheim ist das Dipnoer-Becken fast ganz auf die ventrale Mittellinie beschränkt und die laterale von Nervenlöchern durchbohrte Partie des Selachier-Beckens kommt an demselben gar nicht zum Ausdruck, sondern ist vielmehr in dem Zwischenstück vertreten. Wiedersheim ist der Ansicht, dass die Abschnürung des Dipnoer-Beckens von dem einwachsenden Stammstrahl der freien Extremität weiter proximalwärts erfolgt, als bei Selachiern, und dadurch ein Skeletelement, das bei Selachiern und Chimären noch zum Aufbau der Beckenplatte verbraucht wird, bei Dipnoern zur freien Gliedmasse geschlagen wird.

Diese Ansicht Wiedersheim's stimmt wenig mit der meinen überein; aber bloss der Entwickelungsgeschichte wird es gelingen, ein endgültiges Urteil zu fällen.

Ich möchte aber doch noch einmal auf die Muskulatur aufmerksam machen, welcher in Seite 110 beschriebener Weise von dem Becken zu dem Zwischenstück zieht. Homologisieren wir nun zwischen der lateralen, von Nervenlöchern durchbohrten

Partie des Selachier-Beckens und dem Zwischenstück des Ceratodusflossenskelettes, so hätten wir einen muskulären Zusammenhang zwischen zwei Beckenabschnitten, während die bei allen Wirbeltieren vorhandene Muskelverbindung des Beckens mit den Basalia oder dem Basale der Extremität bei Ceratodus fehlen würde.

Dass ich mir als Ursache des Fehlens der Nervenlöcher andere Vorgänge aktiv denke als Wiedersheim, welcher sie auf das Minus des Dipnoerbeckens dem Selachierbecken gegenüber zurückführt, habe ich auf Seite 99 schon erwähnt.

Nach einer sehr genauen Revue der bisherigen Litteratur über die Dipnoer und die paläontologischen Xenacanthiden giebt Wiedersheim seiner Ansicht Ausdruck, wie sich die zweireihige Flosse im Laufe der Stammesgeschichte ganz allmählich aus der einreihigen herausgebildet hat.

In vieler Beziehung, so namentlich in der Auffassung der Ceratodusextremität als sekundäre, höher differenzierte Form gegenüber der Selachierflosse, sowie in dem Gedanken der Entstehung der Ceratodusflossenachse aus der Konkrescenz der Seitenstrahlen, sind Wiedersheim und ich auf verschiedenen Wegen zu dem gleichen Resultat gelangt. Manche Einzelheiten aber aus der Darstellung Wiedersheim's vermag ich mit meinen aus der Selachierflossenentwickelung gewonnenen Anschauungen nicht zu vereinen.

Wiedersheim sagt: „Ich gehe zunächst von der unbestreitbaren Thatsache aus, dass die Bauchflosse, wie überhaupt die hintere Extremität der Wirbeltiere im allgemeinen, ein einfacheres, primitiveres Verhalten bewahrt, als die vordere.“

Diese Prämisse kann ich nach meinem Befunde an der Selachier-Beckenflosse nicht allgemein gelten lassen. Es ist dies ein in der Lehre der Phylogenie der paarigen Extremitäten häufig wiederkehrender, aber nicht genügend begründeter Ausspruch.

Wiedersheim fährt fort: „Jene bildet also den Schlüssel für die Urgeschichte der letzteren. Ist aber — und darauf weisen die Embryonen der Selachier und Ganoiden, sowie die fossilen Formen Xenacanthus und Pleuracanthus hin — die Entstehung der Bauchflosse nach uniserialem Typus eine erwiesene Thatsache, so muss auch die Bauchflosse ursprünglich nach demselben Typus, d. h. auch sie muss einst uniserial gebaut gewesen sein.“

Das gebe ich vollkommen zu, wenn man dabei in der Phylogenie der paarigen Extremitäten bis auf jenes Stadium zurückdenkt, in welchem die Bildung des ersten Basale durch Strahlenkonkrescenz infolge der Konzentration erfolgte. In diesem Stadium sind Brust- und Beckenflosse einander völlig gleich, nur der Masse nach vielleicht verschieden und die Form eine uniseriale. Aber das sekundäre uniseriale Beckenflossenskelet der meisten recenten Haie, mit seinem in distaler Richtung weiter gebildetem Basale, ist von dieser uniserialen Urform, wie ich glaube, kaum weniger weit entfernt als die Brustflosse, deren Wachstumsrichtung eine schwankende wurde und so eine bald mehr bald weniger deutliche biseriale Skeletform hervorrief. Der ganze Unterschied ist in der verschiedenen Wachstumsrichtung beider gegeben, welche wohl als Folge äusserer Einflüsse und Anpassungen an ihre zu leistende Arbeit aufzufassen ist.

Der Autor fährt fort: „Wie sind nun die Vorgänge zu denken, welche sich beim Übergang von der uniserialen zu der biserialen Flosse abgespielt haben? — Um diese Frage zu beantworten, muss ich den Weg der Hypothese beschreiten. Jene Umlagerung muss, wie mir die Selachier-, Xenacanthus- und Pleuracanthus-Brustflosse zu beweisen scheint, von der Peripherie aus, d. h. von der Flossenspitze her vor sich gegangen sein. Mit anderen Worten: Ich betrachte die postaxiale Strahlenreihe als die phyletisch ältere, die präaxiale als die jüngere.“

Dass ich diese Ansicht von phylogenetisch verschieden alten Strahlen an einer biserialen Flosse nicht teilen kann, folgt aus meiner Auffassung der Entstehung derselben und dass ich anderseits die Bezeichnung der stärkeren Strahlenreihe als postaxiale mit Smith Woodward nicht für die richtige halte, habe ich bei Betrachtung der Xenacanthusbrustflosse schon hervorgehoben. Übrigens wechselt Wiedersheim mit der Bezeichnung, denn während auf Fig. A und B seiner schematischen Darstellung die stärkere Strahlenreihe der Selachier mit postaxial bezeichnet ist, giebt er auf Fig. *h* und den folgenden, der entsprechend stärkeren Reihe, das Prädikat präaxial.

„Mit dem Fortschreiten des Umlagerungs- oder wenn man will des Drehungsprozesses, muss es dann zu einer fächerartigen Anordnung der Strahlen gekommen sein, wie eine solche heute noch der Holocephalen- und der Brustflosse von Amia und Polypterus zu Grunde liegt und wie sie in der Wurzel auch schon bei Knorpelganoiden vorgebildet erscheint. Während nun aber bei der Ganoidenflosse am Rande und zwar nur am metapterygialen (Amia und Polypterus) eine Verschmelzung von Radien stattfand, unterblieb dieser marginale Assimilationsprozess bei den Vorfahren der Dipnoer, bei Xenacanthus, Pleuracanthus und ihren Verwandten. Hier gewannen die mittleren, central gelegenen Strahlen des Fächersystems das Übergewicht über die lateralen Strahlen, sie wuchsen weiter aus, begannen in der Fächermittelachse proximalwärts miteinander zu verschmelzen und wurden so zum Träger, gleichsam zum Kollektor der Seitenstrahlen. Kurz es kam durch Zuschuss von beiden Seiten, sowohl der ab origine prävalirenden postaxialen als von der schwächeren präaxialen, zur Bildung eines Mittel- oder Stammstrahles. Dass der Verschmelzungsprozess des in seiner Anlage doppelten Stammstrahles in proximo-distaler Richtung erfolgte, beweist der von Howes an der Ceratodus-Bauchflosse

und der von Albrecht an der Protapterus-Extremität beobachtete Fall.“

So plausibel auf den ersten Blick diese Hypothese Wiedersheim's über die Entstehung der biserialen Flosse erscheint, welche von meiner allerdings, selbst im Grundgedanken völlig abweicht, so kann ich mir doch nach meiner Vorstellung von der Entstehung des Ceratodusflossenskeletes, wie erwähnt, die Bildung der Achse aus der proximo-distalen Verschmelzung zweier phylogenetisch verschieden alten Strahlenreihen nicht denken, auch scheint mir die von Wiedersheim als Beweis hierfür citierte gespaltene Flosse von Howes (meine Fig. 37) eher gegen, als für diese Ansicht zu sprechen.

Gegen die Ableitung der Ceratodusflosse von der Ganoidenflosse möchte ich bloss den Radienreichtum der ersteren, der letzteren gegenüber geltend machen.

Ich kann Wiedersheim nicht beistimmen, wenn er die biseriale Form auf grossen Umwegen später entstanden sich denkt, als die uniseriale. Ich glaube, es kommt auf die Stellung der Radien gar nicht an, bei der Entscheidung des phylogenetischen Alters. Die Richtung und Intensität des Flossenwachstums mit ihren Folgen, das sind nach meiner Ansicht die Kräfte, die aus dem gleichen Material die verschieden gestaltesten Formen erzeugen können.

Für die Bestimmung des phylogenetischen Alters kommt von diesen beiden Faktoren, aber auch nur wieder die erstere, die Wachstumsintensität in Betracht, welche durch die Konzentration, die Extremitätenanlage immer mehr von einer über den ganzen Rumpf sich ausdehnenden primitiven Flosse entfernt, während die Wachstumsrichtung etwas ungemein schwankendes ist und wohl zu jeder phylogenetischen Zeit jene Richtung einmal einschlagen konnte, die bei stärkerer Concentration zur Bildung einer biserialen Form führte.

Die biseriale Ceratodusflosse allerdings halte ich auch wie ich dies bereits ausdrücklich hervorgehoben habe, für eine hoch differenzierte Extremität aber nicht wegen ihrer biserialen Skeletform, sondern aus früher genannten Gründen. Aber die biseriale Selachierflosse hat mit der Ceratodusflosse wohl nichts gemein als die Ähnlichkeit in der äusseren Skeletform.

Verfasser wendet sich dann speziell der Beckenphylogenese zu. Ich vermag seiner hierüber gefassten Ansicht nicht vollkommen zu folgen, da ich die Entwickelung der Ganoiden-Extremität nicht in den Bereich meiner Untersuchungen ziehen konnte; doch hoffe ich binnen kurzem auch hierüber aus eigener Untersuchung urteilen zu können, da Herr Professor v. Kupffer die Liebenswürdigkeit hatte, mir ein entsprechendes Embryonenmaterial von Accipenser sturio zur diesbezüglichen Untersuchung in Aussicht zu stellen.

Wiedersheim sagt: „Als eines der wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen betrachte ich den sicheren Nachweis, dass das erste Wierbeltierbecken aus einer Abgliederung des proximalen Abschnittes des Basale der freien Flosse hervorgeht" und er findet die erste Bildung desselben bei den Knorpelganoiden in dem, in manchen Fällen sich abspaltendem proximo-medialen kleinen Stück der Basalplatte.

Die weiteren phylogenetischen Stadien der Beckenbildung sind nach Wiedersheim zunächst bei den Knochenganoiden, speziell bei Polypterus zu suchen, von dem weiterhin der Weg zu den Amphibienbecken einer-, dem Dipnoerbecken andererseits führt.

Wiedersheim wirft nun selbst die Frage auf: „Wie verhält es sich mit dem Selachierbecken?" und antwortet: „Dass dasselbe, wie die ganze Fischgruppe der Selachier, ein sehr hohes Alter besitzt, ist selbstverständlich; allein ich glaube nicht, dass es in die Entwickelungsreihe jenes Beckentypus direkt hineingehört, welcher zu den Amphibien hinführt. Es hat sich schon

sehr früh davon abgezweigt und differenziert sich weiterhin gegen die Rochen und Chimären, erzeugt verhältnismässig frühe schon eine Pars iliaca, wächst stark in die Quere, wird von Nerven durchbrochen, lauter Eigenschaften, die bei dem ungleich primitiveren Ganoiden- und Dipnoerbecken nicht, bezw. noch nicht existieren und die für eine besondere Entwickelungsrichtung sprechen, welche nicht auf das ursprünglich sehr schmale in antero-posteriorer Richtung lang ausgezogene und mit einem schlanken Epibubis versehene Amphibienbecken hinweist."

Ich kann mich mit dieser Ansicht schwer befreunden und Wiedersheim selbst kommt hierbei in Wiedersprüche. Bei dem Versuche einer phylogenetischen Entwickelungsreihe des Extremitätenskeletes, wobei er von einer Urform mit getrennten Strahlen ausgeht, welche in proximo-distaler Richtung zu einem Basale verschmelzen, sagt er: „Dieser Basalstrahl wächst mit seinem Vorderende immer tiefer in die Rumpfwand ein, fliesst endlich mit seinem Gegenstück zusammen und erzeugt so den ersten primitiven von Nervenlöchern durchsetzten Becken- und Schultergürtel." Ferner erwähnt er die breite, von sieben Nervenlöchern durchbohrte Beckenplatte von Chlamydoselachus anguineus als die primitivste Form eines Selachierbeckens. Folglich sind die phylogenetisch älteren Formen durch Verschmälerung desselben entstanden; und doch lässt Wiedersheim nun plötzlich den entgegengesetzten Vorgang Platz greifen. — Wiedersheim müsste, glaube ich, nach seiner Auffassung der Beckenphylogenie, den Selachiern, in Übereinstimmung mit den Xenacanthiden, überhaupt ein Becken absprechen und dasselbe bei den Ganoiden zum ersten Male in Erscheinung treten lassen, als erwähnte Abspaltung eines proximo-medialen kleinen Stückes des Basale. Das geschieht aber nicht, im Gegenteil sagt Wiedersheim: „Gleichwohl nehme ich keinen Anstand das Selachierbecken mit dem ältesten Beckenteil der Amphibien, mit dem

Ischiopubis in gewissem Sinne wenigstens, für homolog zu erklären, und einem solchen entspricht — allerdings wieder mit einer bestimmten Einschränkung — auch das Ganoiden- und Dipnoerbecken. Mit diesen Einschränkungen will ich ausdrücken, dass das Selachierbecken in seinen seitlichen Bezirken mehr, das Ganoiden- und Dipnoerbecken aber durch das Fehlen derselben noch weniger besitzt als das Amphibienbecken."

Gehen wir nun zur Dipnoerextremität, so habe ich der Überzeugung Ausdruck gegeben, dass dieselbe eine weit höhere Differenzierungsstufe im Vergleiche zu der Selachierflosse zeigt was in der stärkeren Konzentration und Hand in Hand damit in der schmäleren Flossenbasis und endlich in der veränderten Stellung derselben zum Rumpfe ihren Ausdruck findet.

Diese Verschiedenheit der räumlichen Ausdehnung der Flossenbasis muss aber auf die Skeletanlage in gleicher Weise wirken und ein schmales langgestrecktes Becken erzeugen, dessen veränderte Lage zum Rumpfe also Folge der veränderten Stellung der Flossenbasis aufzufassen ist. Ich scheute mich daher nicht, dasselbe mit den Selachierbecken zu vergleichen, da beide nach meiner Ansicht unter gleichem genetischen Gesichtspunkt fallen.

Wie ist es nun aber mit dem Ganoidenbecken? Hierüber fehlen mir, wie gesagt, zur Zeit noch eigene Untersuchungen und ich habe daher nicht das Recht, selbständig in dieser Frage mitzureden, nur ein paar Bemerkungen möchte ich mir erlauben.

Nach v. Davidoff repräsentiert die Basalplatte der Knorpelganoiden mit ihren Fortsätzen das Becken der Haie. Dafür spricht zunächst der in derselben vorhandene Nervenkanal, sowie der Durchtritt des ersten ventralen aus dem Kollektor entstandenen Nerven; ferner die Ansätze der Seitenmuskeln, sowie der Ursprung der ventralen Muskeln der Gliedmasse selbst.

Was die Radien betrifft, so erwähnt v. Davidoff, dass sie den direkt am Becken der Selachier ansitzenden homolog seien.

v. Rautenfeld kam durch entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen zu einem entgegengesetzten Resultat. Die Basalplatte, aus der Verschmelzung von basalen Radienenden hervorgegangen, entspricht dem Propterygium der Selachier. Das Becken sowohl, als auch das Basale metapterygii der Haie fehlt den Knorpelganoiden ganz.

Wiedersheim, über ein reiches Embryonenmaterial von Accipenser sturio verfügend, fasst die aus der Verwertung desselben gefundenen Thatsachen folgendermassen zusammen: „Die Embryonalanlage der Beckenflosse stimmt mit derjenigen der Selachierbauchflosse prinzipiell überein. Hier wie dort handelt es sich um eine Serie anfänglich völlig von einander getrennter Knorpelstäbchen, welche mit ihren medialen Enden mit einander teilweise verwachsen.“

Da ich diese Art der Skeletentstehung für Selachier leugnen muss, bin ich natürlich auch gezwungen, eine Übereinstimmung in dieser Hinsicht mit den Verhältnissen bei Accipenser zu verwerfen, und es handelt sich also wohl bei letzterem hierin um primitivere Vorgänge als bei Selachiern, denn auch v. Rautenfeld giebt für Accipenser ruthenus den gleichen Entstehungsmodus an.

Aber eines ist auffallend: Bei der Brustflosse geht die erste Skeletbildung in anderer, wie ich gleich hinzufügen kann, ganz Selachierähnlichen Weise vor sich. Hier tritt, nach den Beobachtungen Wiedersheim's, zunächst in der ganzen Lichtung der Flossenfalte eine helle Zellplatte auf, welche als Vorknorpel zu bezeichnen ist und welche sich von der Flossenbasis ventralwärts in die Rumpfwand hinein erstreckt. Nach 24 Std. tritt das erste deutlich differenzierte Knorpelgewebe auf und erfasst den proximalen Abschnitt der geschilderten Vorknorpelplatte, sowie den zunächstliegenden Teil des Schulterbogens; beide zusammen bilden eine gänzlich ungegliederte hyalinknorpelige Masse. Die Pars coracoidea besteht um diese Zeit der Hauptmasse nach

noch aus Vorknorpel. Bald darauf entstehen in der anfangs einheitlichen Vorknorpelplatte, in direktem Anschluss an das Basalstück peripherwärts drei kleinere Knorpelstrahlen. Es handelt sich also, was der Autor ausdrücklich hervorhebt, bezüglich dieser Knorpelstrahlen nicht um eine sekundäre Abschnürung von der Basalplatte, sondern um eine selbständige Entstehung neuer diskreter Knorpelcentren in dem zuvor einheitlichen Vorknorpelblastem. Indem in älteren Stadien die vorhandenen Strahlen sich verlängern und zwei weitere in Erscheinung treten, hat im Wesen das Flossenskelet seine definitive Gestalt erreicht.

Wiedersheim erklärt die nachträgliche Entstehung der im Laufe der Entwickelung in ihrer Zahl fortschreitenden Knorpelstrahlen für eine auffallende Erscheinung; es handle sich hier um eine zeitliche Verschiebung der entwickelungsgeschichtlichen Vorgänge, ja geradezu um eine Umkehrung derselben (in Bezug auf Selachier).

Ich finde hingegen die grösste Übereinstimmung in der Brustflossenentwickelung beider. Der einzige Unterschied ist in der einheitlichen Vorknorpelplatte gegeben, aus welcher die Radien durch Verknorpelung entstehen. Ob es sich hier nicht auch um ein Auswachsen derselben aus der basalen Prochondralplatte handeln könnte oder mit anderen Worten, ob nicht eine getrennte Anlage derselben schon im Vorknorpelstadium möglich wäre?

Dann wäre der Vorgang ein völlig gleicher wie bei Selachiern und nur die Zahl der das Gesamtflossenskelet phylogenetisch bildenden Radien wäre verschieden.

Aber gerade dieser letzte Umstand verdient grosse Aufmerksamkeit, denn er zeigt an, dass die paarigen Flossen der Ganoiden von einer ursprünglich kontinuierlichen Brustbeckenflossenanlage sich schon weit entfernt haben, indem eine grosse Reihe von Rumpfsegmenten von der Extremitätenbildung ausgeschlossen wurde. Das konstante Nervensystem erinnert wohl auch bei Ganoiden noch an eine einstige primitivere Form, durch die

Anastomosen auch jener ventralen Spinalnervenäste, welche nicht mehr an dem Extremitätenaufbau beteiligt sind. (Siehe v. Davidoff.)

Es legt sich bei Accipenser die Brustflosse nur im Bereiche weniger Segmente (wohl nur 3 oder 4) an und ihre Komponenten bestehen daher in einer entsprechend kleineren Zahl von Nerven-Muskelknospen und Strahlen.

Bei Selachiern, haben wir gesehen, tritt eine viel grössere Zahl von Rumpfsegmenten zur Extremitätenbildung in Aktion und dementsprechend finden wir auch eine grössere Zahl von Einzelkomponenten und eine horizontal ausgedehntere Flossenbasis als bei Accipenser.

Tritt nun aber tn derselben die ersie Skeletanlage auf, so ist es einleuchtend, dass bei Selachiern in Folge der zahlreicheren Strahlen ein horizontal breites, bei Accipenser hingegen ein schmales primäres Basale entsteht, das an seinem vorderen Ende in die Rumpfwand sich fortsetzt. Nehme ich endlich eine im Prinzip gleiche Strahlenbildung beider an, so lässt sich eine völlige Übereinstimmung der Genese bis zu dem Stadium der sekundären Gliederung konstatieren.

Wie steht es nun mit dem Ganoiden-Becken? Sollte nicht der gleiche Vorgang, der an der vorderen Extremität zur Gürtelbildung führt, auch an der hinteren sich finden und gleiches produzieren?

Wiedersheim selbst spricht von dem Schultergürtel der Ganoiden, indem er denselben ganz im Sinne, wie er bei Selachiern und Dipnoern sich findet auffasst, bei der hinteren Extremität jedoch soll bloss das bei manchen Knorpel-Ganoiden vorkommende mediale kleine Knorpelstück, das sich von der durch Strahlenkonkrescenz entstandenen Basalplatte abspaltet, und nicht diese selbst, das Becken, ja sogar den ersten Anfang eines eigentlichen Wirbeltierbeckens repräsentieren.

Spricht aber nicht gegen diese Annahme die ganze ontogenetische und phylogenetische Entwickelung der paarigen Flossen, welche aus einer ursprünglich einheitlichen, also breit ausgedehnten Anlage hervorgegangen sind, streng metamere Struktur zeigen und allmählich durch die Konzentration oder den Ausfall von Rumpfsegmenten an ihrer Bildung sich verschmälerten? Spricht nicht die Phylogenie des Selachierbeckens dagegen, welches in primitiver Form breit, von zahlreichen Nervenlöchern durchbohrt, allmählich durch Verschmälerung zu jener Gestalt sich differenzierte, wie wir sie an den meisten recenten Selachiern finden und spricht nicht der Nervenverlauf und das Verhalten der Rumpf- wie Flossenmuskulatur dagegen?

Auf diesen letzteren Punkt haben weder v. Rautenfeld noch Wiedersheim Rücksicht genommen, als ersterer den Ganoiden ein Becken im Sinne der Selachier absprach, letzterer bei den Ganoiden den ersten schüchternen Versuch einer Beckenbildung in der Abspaltung des erwähnten medialen kleinen Knorpelstückes erblickte; nur v. Davidoff machte gerade das Verhalten der Nerven und Muskeln zur Grundlage seines Schlusses, welcher entgegengesetzt lautete, das die Platte (Basale) der Ganoidenextremität, dem Becken der Selachier entspräche.

Dass v. Rautenfeld bei alleiniger Berücksichtigung des Skeletes, trotz seiner embryologischen Untersuchungen zu diesem Resultate kam, ist nicht zu verwundern, da er bei der herrschenden Gegenbaur'schen Lehre und der noch nicht durchgedrungenen Ansicht von der metameren Anlage der Selachierflosse, notwendigerweise gezwungen war, den Ganoiden ein Metapterygium sowohl, als auch ein Becken abzusprechen und in den ursprünglich getrennten und später zu dem Basale zusammenfliessenden Radien ein Propterygium im Sinne der Selachier zu sehen.

Wie aber Wiedersheim das Verhalten der Muskulatur mit seiner Ansicht der Beckenbildung bei Ganoiden in Einklang zu

bringen vermag, darüber giebt er leider wie erwähnt keine nähere Auskunft. Wie ich aber gegen die Wiedersheim'sche Auffassung des Zwischenstückes der Ceratodusflosse den Muskelverlauf geltend machen konnte, so ist dies in gleicher Weise hier der Fall; denn sowohl der Ansatz der Rumpfmuskulatur, als auch der Ursprung der eigentlichen Extremitätenmuskulatur i. e. der einzelnen Muskelbündel konzentriert sich in völlig Selachierähnlichen Weise auf die Basalplatte, welche aus der Verschmelzung von Radien entstanden, die gleiche Genese des Schultergürtels zeigt und welche ich mit v. Davidoff als Beckenplatte auffassen möchte, allerdings ohne direkt mit jener der Selachier zu homologisieren, aus Gründen, die ich bei Betrachtung der Brustflosse zur Sprache brachte.

Ich glaube man würde von vornherein bei einem Skelet-Vergleich am besten thun, von der sekundären Gliederung zunächst ganz abzusehen und in toto die einzelnen Formen auf ihre Gleichwertigkeit zu prüfen. Thun wir das für die Beckenflosse, so können wir für die Horizontal-Ausdehnung des primären Basales bei Selachiern, Dipnoern und Ganoiden das gleiche sagen wie für die Brustflosse, d. h. dieselbe ist abhängig von der Konzentration und der Zahl der an ihrer Bildung sich beteiligenden Strahlen.

Der häufig am Ganoidenbecken vorkommende Vorgang der Abspaltung einzelner distaler, den Radien entsprechender Stücke von dem Basale ist nach meiner Ansicht auf die geringe Konzentration zurückzuführen, welche eben ausreicht, um phylogenetisch ein breites primäres Basale durch Strahlenkonkrescenz zu erzeugen, welches aber bei weiterer höherer Differenzierung durch Verschmälerung in proximaler Richtung, leicht in ihre ursprünglichen Komponenten zerfällt.

Es ist dies kein bloss leichthin ausgesprochener Gedanke, sondern stützt sich auf thatsächliche Beobachtungen. Bei Polyodon folium findet sich bekanntlich manchmal ein horizontal breit

ausgedehntes Basale, mit dem alle Strahlen in Verbindung stehen. Textfigur 12 A. Es erinnert dasselbe, und darauf weist Wiedersheim selbst hin, an die breite Beckenplatte von Chlamydoselachus anguineus, ist aber in dieser Beziehung noch primitiver als dieses.

Freilich darf man dieses Verhalten bei Polyodon nur als ein primitives Moment in einem höheren Differenzierungsgange

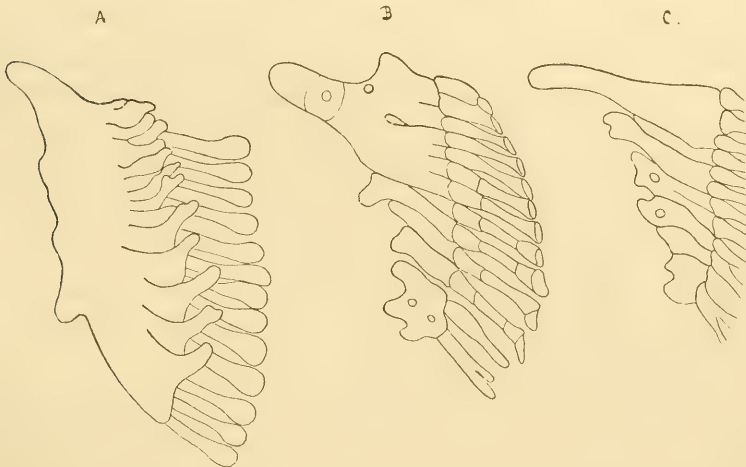


Fig. 12.
Beckenflossenskelete von Polyodon folium. A und C nach Wiedersheim. B nach v. Rautenfeld.

auffassen, welcher in der grossen Zahl der von der Flossenbildung ausgeschlossenen Rumpfsegmente und deshalb geringeren Strahlenzahl seinen Ausdruck findet und die Ganoiden von den Selachiern und Dipnoern abzweigte. Bildet sich nun dieses Basale phylogenetisch allmählich in disto-proximaler Richtung zurück, wie ich dies hypothetisch für Selachier annahm, so können wir gerade bei den Knorpelganoiden die einzelnen Stufen dieses Prozesses deutlich verfolgen. Textfigur 12.

Während aber bei Selachiern durch die stärkere Konzen-

tration die basale Verschmelzung der Radien, das primäre Basale, ein sehr festes Gefüge bekam und dies die Abgliederung einer lateralen Partie (Basale metapterygii) ermöglichte, ist dies bei den Ganoiden nicht der Fall, indem hier der gleiche Reduktionsprozess sekundär wiederum eine grössere oder geringere Zahl distaler Strahlen freimacht. Wie zu erwarten, finden sich dann in diesen abgegliederten, sog. Basal-Segmenten häufig noch Nervenlöcher wie in der eigentlichen Beckenplatte. Textfigur B und C.

Wiedersheim, der das Basale zur freien Extremität rechnet, giebt dementsprechend eine entgegengesetzt lautende Deutung des eben geschilderten Vorganges. Nach ihm bewahren Sturio und Scaphirhynchus das primitivere Verhalten in Bezug auf die Basalsegmente, da sie sich hier noch getrennt erhalten. Bei Polyodon hingegen zeigen sie die aller verschiedensten Formzustände und Verwachsungsgrade und bedingen hierdurch eine gewisse Annäherung der Bauchflosse der Ganoiden an diejenige von Clamydoselachus und Heptanchus.

Denken wir aber daran, dass Polyodon eine strahlenreichere Beckenflosse besitzt, als Accipenser sturio und Scaphirhynchus, welche nach meiner Ansicht daher als primitiver anzusehen ist, so wird man in der breiten Basalplatte derselben, wohl eher eine ursprüngliche Form als eine höher differenzierte, im Vergleich mit jener von Accipenser und Scaphirhynchus erblicken dürfen.

Nur die bei der Genese der Beckenflosse, nach der Schilderung Wiedersheim's, sofort getrennt (allerdings im Knorpelstadium) auftretenden Strahlen, die sekundär zu einem Basale zusammenfliessen, vermag ich mit meinen Beobachtungen an Selachiern nicht in Einklang zu bringen. Es müsste sich hier um eine so geringe Konzentration bei Beginn der Strahlenbildung handeln, dass dieselben zunächst noch getrennt erscheinen und erst später mit steigender Konzentration basal verschmelzen.

Es liesse sich dies bei der geringen Zahl der Strahlen und der geringen lateralen Flossenausdehnung wohl denken und wir hätten dann in diesem Vorgang an der Ganoidenbeckenflosse den ursprünglichen, phylogenetisch zur Bildung des ersten primären Basale führenden Prozess zu erkennen, aber hier schon spezialisiert durch die geringe Zahl der an der Flossenbildung sich beteiligenden Rumpfsegmente.

Andererseits wäre es aber doch vielleicht möglich, dass im Vorknorpelstadium ein kontinuierliches primäres Basale sich auch an der Beckenflosse fände, wie es Wiedersheim für die Brustflosse beschrieben. Er erwähnt für die Entwickelung des Skeletes der Beckenflosse gar kein Prochondralstadium. Dasselbe müsste sich zwischen den beiden, zeitlich ziemlich weit entfernten Stadien finden, welche Wiedersheim Seite 69 beschreibt und von denen das jüngere (Embryo von 10 mm) noch keine Spur einer Skeletanlage, der ältere (Embryo von 15 mm) bereits sieben hyalin knorpelige Radien zeigte.

Nur eine genaue Kenntnis der Genese der Ganoidenflosse wird mich andererseits auch in den Stand setzen, in Bezug der Frage mich zu entscheiden, ob Selachier- oder Ganoidenflosse den primitiveren Typus repräsentieren; obwohl ich, bei dem Gedanken an die geringe Zahl der die Extremitätenbildung besorgenden Rumpfsegmente, mich vorderhand zu Gunsten der Selachier entscheiden muss, während Wiedersheim letzteren Umstand gerade für wenig ausschlaggebend hält, denn er sagt: „Alles in allem genommen, steht also die Bauchflosse auf einer niedrigeren Entwickelungsstufe als diejenige der Selachier, und auch später beruht der Unterschied nur auf der geringeren Zahl der in sie eingehenden Knorpelradien.“ —

Es war ursprünglich meine Absicht, das Gesamtresultat meiner zweijährigen Untersuchungen über die Entwickelung der paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in Einem zu publizieren

und deshalb verschob ich die Veröffentlichung dieses vorliegenden ersten Abschnittes, welcher seit geraumer Zeit abgeschlossen fertig lag. Da nun aber die Vollendung des zweiten Teiles, der die ontogenetische und phylogenetische Entstehung des Cheiropterygiums behandelt, sich durch Beschaffung des nötigen Materiales und meine sonstigen Verpflichtungen verzögerte, so musste ich mich doch noch zu einer getrennten Publikation entschliessen. — Die direkte Veranlassung hierzu war die Publikation Rabl's, seiner „Theorie des Mesoderms II", in welcher er auch die Entwickelung der paarigen Flossen der Selachier eingehend berücksichtigt.

Rabl giebt über die erste Anlage derselben bei Torpedo und Pristiurus viel genauere Angaben, als ich dies mit meinem Material zu thun vermochte, doch stimmt das wenige, was ich sagen konnte, mit seinen Beobachtungen wohl überein.

Fast identisch gleich lautet die Darstellung Rabl's und die meine über den Knospungsprozess an den ventralen Urwirbelenden und das weitere Schicksal der Muskelknospen; doch hat die Rabl'sche Schilderung eine Reihe der genauesten Zeitangaben der meinigen gegenüber voraus.

In Betreff der Zahl der Muskelknospen, welche sich an dem Aufbau der paarigen Flossen beteiligen, betont Rabl gleichfalls die Schwierigkeit der Zählung derselben und ich bin deshalb um so mehr befriedigt, dass sein Resultat in dieser Hinsicht mit dem meinigen sich vollkommen deckt. Rabl fand diese Bestimmung bei Torpedo noch schwieriger, als bei Pristiurus. Ich muss gestehen, dass mir dies bei Torpedo leichter gelang, als bei den untersuchten Squaliden, sowohl wegen der Grösse der Knospen, dem langen Zusammenhang mit den Somiten, als auch durch die schon früh deutlich in die Knospen verfolgbaren Spinalnervenäste.

Über die erste Anlage des Skeletes differieren unsere Angaben auch nur insofern, als Rabl dieselbe in dem in der Wur-

zel der Flosse gelegenen ungegliederten Basipterygium und den diesem lateral ansitzenden Radien beschrieb, während ich zunächst nur einen in der Flossenbasis gelegenen Vorknorpelstreif, mein primäres Basale, fand, von dem aus die Strahlen lateral hervorwachsen. Es handelt sich hier wohl nur um den günstigen Zufall, der mir eine Horizontalschnittserie dieses ersten Stadiums bei beiden paarigen Flossen in die Hände spielte, denn nur an einer solchen ist dieses Verhältnis sicher und leicht zu konstatieren.

Weiter gehen unsere Ansichten auseinander bei Betrachtung der Umordnung der Knospen, welche aus der ursprünglich fast lateralen und zu einander parallelen Lage mit weiterer Entwickelung in die spätere, von der Basis divergierende fächerförmige Anordnung übergehen.

Während ich mir dieselbe aus der Flossenwachstumsrichtung und der Konzentration entstanden denke, hält Rabl dieselbe für eine Folge der allmählichen Ablösung der Flosse vom Rumpfe und schliesst sich also in dieser Annahme der Ansicht Balfour's und Dohrn's an. — Da er aber für diese aktive Einschnürung der Flossenbasis keine weiteren Beweise erbringt, so nimmt dieselbe meiner Deutung dieses Vorgangs nichts von ihrer Berechtigung.

Eine weitere prinzipielle Differenz zwischen den Beobachtungen Rabl's und den meinigen besteht darin, dass Rabl für Torpedo angiebt, dass die vier ersten Rumpfmyotome keine Knospen liefern, während ich alle Rumpfurwirbel zur Bildung der Extremitätenmuskulatur in Thätigkeit fand. — Ich muss erwähnen, dass mir auch schon bei der ersten Untersuchung von Querschnittserien die Undeutlichkeit, allerdings nicht der ersten acht, sondern bloss der ersten vier Knospen auffiel; ich konnte dieselben aber doch deutlich erkennen und deren fernere Existenz durch die Spinalnerven nachweisen. Dass die vordersten Knospen bei einem Embryo von 12 mm Länge, bei dem sich die

Knospenbildung schon über 19 Segmente erstreckte, nicht mehr in dem Segmente zu finden sind, von welchem sie stammen, ist durch die hier schon stärkere Konzentration wohl erklärlich, doch handelt es sich in diesem Stadium nur um eine Verschiebung der ersten Knospen um kaum zwei Segmente, so dass ich nicht zu eruieren vermag, wodurch unsere verschiedene Beobachtung bedingt wurde. Ich muss jedoch auf diesen Punkt etwas näher eingehen, weil er die Richtigkeit meines Schlusses in Frage stellt, dass wir in der ersten Anlage der paarigen Flossen von Torpedo die primitivste bisher embryologisch bekannte Form der Wirbeltierextremitäten vor uns haben.

Da eine erneute mikroskopische Untersuchung immer das gleiche schon citierte Resultat ergab, suchte ich durch Präparation erwachsener Tiere neue Beweise für oder gegen meine Ansicht zu gewinnen. Es kam hierbei darauf an, zunächst die Zahl der Rumpfwirbel zu bestimmen und die genaue Zahl der Rumpfspinalnerven kennen zu lernen, und dann den vordersten derselben in die beiden ersten Muskelknospen der Brustflosse zu verfolgen. Beides gelang. Bei dem präparierten Exemplare von Torpedo occelata Narce, einem grossen, sehr gut konservierten Tiere, für dessen Überlassung ich Herrn Prof. D. R. Hertwig bestens danke, konnte ich die Zahl der Rumpfwirbel mit Paul Mayer auf 40 bestimmen. Von diesen waren die proximalsten 10 verschmolzen, aber leicht noch zu erkennen, als ich mit einem Messer die ventral der austretenden Spinalnerven liegende Schichte des Knorpels abtrug. Die beiden vordersten Spinalnerven gehören jedoch noch dem Hypoglossusgebiet an, wären also nach Rabl noch dem Kopfe zuzurechnen; es bleiben dann für den Rumpf noch 38 Wirbel und Spinalnerven. — Durch weitere vorsichtige Präparation der Brustflosse war es dann leicht, den nunmehr als Zweig des ersten ventralen Astes erkannten ersten Flossennerv in dieselbe und in das erste Muskelbündel zu verfolgen.

Fühle ich mich hierdurch veranlasst, an der Richtigkeit meiner Beobachtungen festzuhalten, so bin ich andererseits gezwungen, die von Rabl aufgestellte Formel für die Berechnung der Rumpfwirbelzahl der Rajiden aus der Zahl der Radien der Brust- und Beckenflosse einer Seite

$$\frac{R}{2} + 4 = W.$$

nicht in jedem Fall für zutreffend zu halten.

Allerdings ist die Zahl der Rumpfwirbel bei Torpedo occelata grösser als die halbe Summe der Flossenstrahlen einer Seite, aber nicht aus dem von Rabl angegebenen Grunde, sondern weil zwischen den vier vordersten Muskelknospen der Beckenflosse keine Strahlen zur Anlage kommen, und es ist deshalb auch die Zahl der Strahlen nicht immer gleich der doppelten Zahl der Urwirbel, die sich an der Flossenbildung beteiligen. Diese Relation gilt, so weit unsere bisherigen Untersuchungen reichen, nur für die Brustflosse der Selachier. Das durch den Strahlenausfall bedingte Defizit entspricht, auf die Rumpfwirbel übertragen aber bloss zweien, und für Torpedo occelata müsste ich die Rablsche Formel dementsprechend ändern und schreiben:

$$\frac{R}{2} + 2 = W.$$

Ich glaube aber nicht, dass diese Formel eine Verallgemeinerung für die Torpediniden oder für alle Rajiden zuliesse, denn an einem Exemplar von Torpedo occelata aus Neapel fand ich beiderseits an der Beckenflosse statt 20, 21 Strahlen bei gleicher Zahl von 24 Muskelknospen.

Litteraturverzeichnis.

1. Albrecht, Über eine in zwei Zipfel auslaufende rechtsseitige Vorderflosse bei einem Exemplar von Protopterus annectens. Sitzungsbericht der Berliner Akad. 1886, Nr. 32.
2. Balfour, A., Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
3. Derselbe, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von Vetter. Jena 1881.
4. Derselbe, On the Development of the Sceleton of the Paired Fins of Elasmobranchii, considered in relation to its Bearings on the Nature of the Limbs of the Vertebrata. Proc. of the Zoolog. Soc. of London, 1891, P. i.
5. Boyer, The mesoderm in Teleosts: Especially its Share in the formation of the pectoral fin. Bulletin of the Museum of Compar. Zool. at Harward College. Vol. XXIII, Nr. 2, 1892.
6. Brogniart, Sur un nonveau Poisson, fossile du terrain houiller de Commentry. Pleuracanthus Gaudryi. Bull. Soc. geol. France. T. 16. et in: Compt. Rend. T. 106.
7. Bunge, Über die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygiums bei Selachiern und Dipnöern. Jenaische Zeitschrift für Medizin, Bd. 8, 1874.
8. v. Davidoff, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmasse der Fische. Erster Teil morphologisches Jahrbuch, Bd. V. Haie, Chimära und Ganoidei chondrostei.
9. Derselbe, II. Teil. Ganoidei holostei. Morphologisches Jahrbuch, Bd. VI.
10. Derselbe, III. Teil. Ceratodus. Morphologisches Jahrbuch, Bd. IX.
11. Döderlein, Das Skelett von Pleuracanthus. Zoolog. Anzeiger, XII. Jahrg., 1889, Nr. 361.
12. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers VI. Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd. V, 1884.
13. Fritsch, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. III, Heft I, Prag 1890.
14. Garman, Chlamydoselachus anguineus Garm. A living species of cladodont shark. Bulletin of the Museum of Comp. Zool., Vol. XII, Nr. 1.

15. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Heft I und II, Leipzig 1864.
16. Derselbe, Über das Skelet der Gliedmassen der Wirbeltiere im allgemeinen und der Hintergliedmassen der Selachier insbesondere. Jenaische Zeitschrift für Medizin, Bd. V, 1869.
17. Derselbe, Über die Modifikationen des Skeletes der Hintergliedmassen bei den Männchen der Selachier und Chimären. Ibidem.
18. Derselbe, Über das Archipterygium. Jenaische Zeitschrift für Medizin. Bd. VII, 1871.
19. Derselbe, Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbeltiere. Morpholog. Jahrbuch, Bd. II, 1876.
20. Derselbe, Zur Gliedmassenfrage. An die Untersuchungen von v. Davidoff angeknüpfte Bemerkungen. Morphol. Jahrbuch, Bd. V, 1879.
21. Günther, Description of Ceratodus, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered in rivers of Queensland Australia. Philosophical Transactions of the Royal Soc. of London, Vol. 161, 1872.
22. Haswell, On the Structure of the Paired Fins of Ceratodus with Remarks on the General Theory of the Vertebrate Limb. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. Vol. VII Cit.: Nach den Jahresberichten der zool. Station zu Neapel.
23. Hatschek, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft auf der III. Vers. in Berlin. Jena 1879.
24. Howes, On the Sceleton and Affinities of the Paired Fins of Ceratodus with Observations upon those of the Elasmobranchii. Proc. of the Zool. Soc. of London 1887.
25. Humphry, The muskles of Ceratodus. Journal of Anatomy and Physiol., Vol. VI, 1872.
26. Huxley, Contribution to Morphology, Nr. 1. On the Ceratodus forsteri, with Observations on the Classification of Fishes. Proc. of the Zoolog. Soc. of London, P. 1, 1876.
27. Koken, Ueber Pleuracanthus Ag. oder Xenacanthus Beyr. Sitz. Ber. Ges. Nat. Freunde, Berlin 1889.
28. Mayer, Paul, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitteilungen der zool. Station zu Neapel, Bd. 6, 1885—86.
29. Mivart, On the Fins of Elasmobranchii. Zool. Transact. Vol. X.
30. Oellacher, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Bachforelle. Bericht des naturwissensch. med. Vereines zu Innsbruck. Vorl. Mittlg.
31. Rabl, Theorie des Mesoderms. Fortsetzung. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XIX, Heft 1.
32. O. M. Reis, Zur Osteologie der Coelacanthinen. Inaug.-Diss. München 1892.
33. Schneider, Über die Dipnoer und besonders die Flossen derselben. Zoolog. Beiträge, Breslau 1887.
34. Smith Woodward, Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum. Part. II, London 1891.
35. Derselbe, The Evolutions of Fins. Natural Science. Vol. I, 1892.
36. Swirski, Untersuchungen über die Entwickelung des Schultergürtels und des Skeletes der Brustflosse des Hechtes. Inaug.-Diss. Dorpat 1880.

37. Thacher, Median und Paired Fins; a Contribution to the History of the Vertebrate Limbs. Transact. of the Connecticut. Acad., Vol. III, 1877.
38. Vanhoeffen, Über die Ceratodusflosse. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher u. Aerzte. 63. Vers. zu Bremen 1891. Citiert nach Jahresbericht.
39. Wiedersheim, Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Jenai'sche Zeitschrift für Naturwiss., Bd. IV, 1880.
40. Derselbe, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1886, II. Auflage.
41. Derselbe, Ueber die Entwickelung des Schulter- und Beckengürtels. Anatomischer Anzeiger Nr. 14.
42. Derselbe, Weitere Mitteilungen über die Entwickelungsgeschichte des Schulter- und Beckengürtels. Anatom. Anzeiger, Jahrg. V, Nr. 1.
43. Derselbe, Das Gliedmassenskelet der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels. Jena 1892.
44. Ziegler, Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 32, 1888.

Erklärung der Abkürzungen auf Tafel I/VIII.

bm = Basale mesopterygii.
bmt = Basale metapterygii.
bp = Basale propterygii.
da = distaler Artikulationshöcker des Schultergürtels.
db = dorsaler Beckenfortsatz.
dg = dorsaler Schultergürtel-Abschnitt.
dkn = dorsale Sekundärknospe.
dn = dorsaler Ast d. Flossennerven.
ec = Ektoblast.
g = Schultergürtel.
gf = Gefäss.
hb = horizontales Beckenstück.
kn = Muskelknospe.
n = Spinalnerv.
nc = Nervus collector.
nl = Nervenloch.
pb = primäres Basale.
prb = proximaler Beckenfortsatz.
prkn = Primärknospe.
r = Radien.
s = Urwirbel.
sf = Seitenfalte.
sh = Urwirbelhöhle.
sl = Seitenleiste.
sp = Somatopleura.
ug = Urnierengang.
vb = ventraler Beckenabschnitt.
vg = ventrale Schultergürtelhälfte.
vkn = ventrale Sekundärknospe.
vn = ventraler Ast d. Flossennerven.
wsp = Wulst der Somatopleura im Brustflossenbezirk.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I/II.

Fig. 1. Querschnitt durch die erste Brustflossenanlage eines Pristiurusembryo, als Verdickung der Somatopleura (pectoral plate Boyers).

Fig. 2 a und b. Zwei Horizontalschnitte durch einen Torpedoembryo in der Höhe der ventralen Urwirbelenden, um die erste Muskelknospenbildung zu demonstrieren.

Fig. 3. Querschnitt durch die proximale Primär-Knospe des 9. Rumpfsomiten eines Torpedoembryos.

Fig. 4. Desgleichen durch die eines Scylliumembryos.

Fig. 5 und 6. Zwei Querschnitte durch eine proximale Primär-Knospe von Torpedo, um die Abschnürung und Veränderung derselben zu zeigen.

Fig. 7. Querschnitt durch die abgeschnürte vordere Knospe eines vorgerückteren Stadiums, kurz vor der Teilung in die beiden sekundären.

Fig. 8 und 9. Zwei Querschnitte durch verschieden alte Primär-Knospen von Mustelus, um den Abschnürungs- und Teilungsvorgang darzustellen.

Fig. 10. Querschnitt durch die Brustflossenanlage von Mustelus, in welcher sämtliche Sekundär-Knospen gebildet sind. Illustriert das Auswachsen der Knospen und den Nervenverlauf.

Tafel III/IV.

Fig. 11. Schematisches Kombinationsbild der Muskelknospenanordnung einer Torpedobrust- und Beckenflosse, nach genauen Prismenzeichnungen auf die Horizontale projiziert.

Fig. 12. Horizontalschnitt durch den mittleren Abschnitt einer Torpedobrustflosse, bei welcher die Teilung der Muskelknospen in die sekundären noch nicht erfolgt ist.

Fig. 13. Horizontalschnitt durch eine Brustflosse von Torpedo mit der ersten Anlage des Skeletes.

Fig. 14. Schematisches Rekonstruktionsbild des Muskelknospenverlaufes der gleichen Serie mit eingezeichnetem Umriss der Skeletanlage (rot).

Fig. 15. Horizontalschnitt durch das basale Ende dreier nebeneinander liegender Muskelknospen mit ihren Anastomosen bei stärkerer Vergrösserung.

Fig. 16. Kombinationsbild aus mehreren Horizontal-Schnitten der prochondralen Skeletanlage eines älteren Embryos, mit beginnender Strahlenbildung und Gliederung.

Fig. 17. Schematisches Rekonstruktionsbild des Muskelknospenverlaufes der gleichen Serie.

Fig. 18. Querschnitt durch die erste Anlage des Schultergürtels eines Embryo von Mustelus.

Tafel V/VI.

Fig. 19. Kombinationsbild aus horizontalen Längsschnitten durch das Flossenskelet eines Stadiums, in welchem die definitive Form erreicht und die Abgliederung fast vollendet ist.

Fig. 20. Der Muskelknospenverlauf dieser Serie (Kombinationsbild aus vielen Schnitten).

Fig. 21. Horizontalschnitt durch die Artikulationsstelle der Basalia des Flossenskeletes mit dem Schultergürtel zu Beginn des Verknorplungsprozesses.

Fig. 22. Schematisches Rekonstruktionsbild des Muskelknospenverlaufes einer Mustelusbrustflosse, kurz vor Sichtbarwerden des Skeletes.

Fig. 23. Desgleichen von einem älteren Stadium, bei Beginn des Verknorplungsprozesses an dem Skelete.

Fig. 24. Das Flossenskelet dieses Stadiums. Halbschematisch nach Horizontalschnitten gezeichnet.

Fig. 25. Dasselbe eines etwas älteren Embryos.

Fig. 26. Der Nervenverlauf des proximalen Flossenabschnittes dieser Serie, um die Auflösung des Nervus collector zu zeigen.

Fig. 27. Horizontaler Längsschnitt, schematisch durch eine Torpedobeckenflosse im Seitenleistenstadium, aus mehreren Prismenzeichnungen kombiniert.

Tafel VII/VIII.

Fig. 28. Darstellung des Verlaufes der dorsalen Muskelknospen eines Stadiums, bei welchem die erste Anlage des Skeletes zu sehen war.

Fig. 29. Horizontaler Längsschnitt durch die erste Anlage des Skeletes einer Beckenflosse von Torpedo.

Fig. 30 und 31. Querschnitte durch die Beckenflosse des gleichen Stadiums. Der Schnitt, den Fig. 30 darstellt, zeigt den dorsalen und ventralen Ast des vierten Spinalnerven der Flosse von der Skeletanlage umschlossen. Fig. 31 entspricht

einem weiter distal gelegenen Schnitt und zeigt die mehr laterale Lage des primären Basale in Bezug auf die Myotome des Rumpfes.

Fig. 32. Horizontalschnitt in der Höhe des oberen Endes des dorsalen Beckenfortsatzes.

Fig. 33 und 34 sind zwei Abbildungen, welche den Muskelknospenverlauf und die Skeletanlage dieser Serie aus Prismenzeichnungen kombiniert darstellen.

Fig. 35. Skeletanlage einer männlichen Beckenflosse von Torpedo bei Beginn der Verknorpelung.

Fig. 36. Becken-Flossenskelet von Ceratodus nach Howes.

Fig. 37. Skelet einer Beckenflosse von Ceratodus, an welcher die Achse in einzelne Strahlen gespalten erscheint, nach Howes.

Fig. 38. Becken von Ceratodus, nach v. Davidoff.

II.

ÜBER DAS VERHALTEN

DES

MENSCHLICHEN DUCTUS COCHLEARIS

IM

VORHOFSBLINDSACK
(REICHERT)

VON

PROF. H. STEINBRÜGGE.

Aus dem otiatrischen Institut in Giessen.

Mit 7 Figuren im Text.

Die folgenden Mitteilungen beanspruchen nicht, etwas wesentlich Neues zu bieten. Die Verhältnisse des von Reichert sogenannten Vorhofsblindsackes, die Verbindung desselben mit dem Sacculus, sind ja von Reichert selbst, von Hensen, Boettcher, Retzius und anderen so gründlich geschildert, dass es gewagt erscheinen könnte, wollte man den Beschreibungen dieser Autoren noch etwas hinzufügen. So weit mir aber die betreffende Litteratur bekannt ist, beruht die Kenntnis dieser Region zum grössten Teile auf Untersuchungen am künstlich herauspräparierten Ductus cochlearis, dessen Teile bei der Entfernung aus dem Vorhofe leicht Verschiebungen erleiden; sie gründet sich weniger auf Anschauungen, welche aus Durchschnitten der in ihrem Zusammenhange belassenen knöchernen und weichen Teile gewonnen wurden. —

Dies mag der Grund sein, dass die in den Lehrbüchern enthaltenen Beschreibungen des Vorhofsblindsackes stets auf mich den Eindruck machten, derselbe werde von der Mehrzahl der Autoren als eine in gerader Richtung verlaufende Fortsetzung des Ductus cochlearis, oder als Ausbuchtung der Reissner'schen Membran aufgefasst, während Serien-Schnitte durch diese Partie des Schneckenkanals eine fast halbkreisförmige Krümmung sämtlicher Gebilde desselben von aussen nach innen erkennen lassen.

Nur bei Hensen[1]) finde ich deutlichere Angaben über eine Krümmung des von diesem Autor als Radix des Schneckenkanales bezeichneten Abschnittes. Die auf Tafel 32 der citierten Arbeit angehörige Fig. 1 zeigt eine von aussen nach innen gerichtete Krümmung des Blindsackes, insbesondere des Anfangsteiles vom Ligamentum spirale. Weniger ausgesprochen erscheint allerdings die Biegung der Membrana basilaris sowie diejenige der Zähne. Ferner sagt Hensen von der Reissner'schen Membran und der Lamina spiralis membranacea in der Radix, „dass ihre Ansatz- und Ursprungslinien sich einander in einem Bogen nähern und zusammentreffen“ resp. „in einem Bogen verschmelzen“. Auch diese Äusserungen lassen sich wohl auf die vorhandene Krümmung beziehen.

Die folgenden schematisch gehaltenen Abbildungen von Durchschnitten durch den rechten Vorhof eines Erwachsenen können vielleicht noch ein wenig zur Präcisierung des Verhaltens der Teile im Vorhofsblindsacke beitragen. Die Schnitt-Richtung verlief senkrecht gegen die Felsenbein-Längs-Achse; die Durchschnitte betreffen den Bereich der Membran des runden Fensters und des Recessus cochlearis. Die Reihenfolge der Bilder entspricht der Richtung von vorne nach hinten.

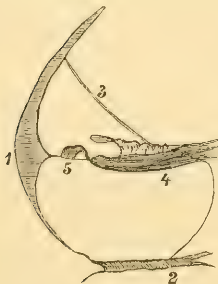


Fig. 1.

Fig. 1 zeigt einen Durchschnitt im Bereiche des vorderen Randes der Membran des runden Fensters.

1. Lig. spirale.
2. Membr. fenestrae rotundae.
3. Membr. Reissneri.
4. Lamina spiral. ossea mit Crista spiralis und Membr. Corti.
5. Membr. basilaris mit Corti'schem Organ.

Fig. 2 zeigt die Krümmung oder Abrundung der Lamina

[1]) Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugetiere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 13. S. 481 ff.

spiralis ossea und Crista spiralis am Ende, resp. am Anfangsteile beider im Vorhofsblindsacke.

Am mikroskopischen Bilde sah man längs der bogenförmigen Linie, welche den Durchschnitt der Lamina spiralis ossea und Crista spiralis (4) nach oben begrenzt, die Zähne der Crista wie an einem Flächenpräparate zutage treten. Da die Schnittrichtung dieselbe geblieben war wie bei Fig. 1, so ergiebt sich die Drehung der genannten Teile von aussen nach innen aus dieser Beobachtung in klarster Weise.

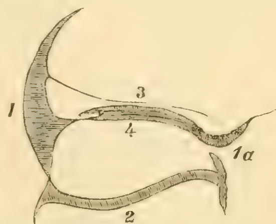


Fig. 2.

Nach innen (rechts in der Figur) werden die Zähne kürzer, und verschwinden endlich ganz. An das Ende der Zähne direkt anschliessend sieht man bei 1a eine rinnenförmige Vertiefung im Knochen, welche von einem Bindegewebs-Polster ausgefüllt ist. Letzteres stellt eine Fortsetzung des Ligamentum spirale dar, welches durch bogenförmige Drehung bis auf die innere Seite gelangt ist und daher ebenfalls eine Insertion der Reissner'schen Membran (3) aufweist. Der Durchschnitt hat ferner an diesem Präparate nicht mehr die Insertionslinie der Reissner'schen Membran auf der Crista spiralis getroffen, sondern ist schon jenseits dieser Linie gefallen, so dass die genannte Membran von der Crista abgehoben erscheint. Ihre Insertion am Durchschnitte des Ligamentum spirale der äusseren Seite (links in der Figur) fällt niedriger als in Fig. 1, die Scala vestibuli flacht also hier bereits ab.

Am Präparate sah man im Bereiche der Lamina spiralis ossea Durchschnitte von Nervenbündeln, welche allerdings spärlicher und dünner als in den höheren Schneckenwindungen, immerhin aber noch deutlich erkennbar waren. Bei 2 sieht man den Durchschnitt der Membran des runden Fensters. Auch die Scala tympani hat im Höhen-Durchmesser abgenommen.

Fig. 2a. Die wenigen Linien dieser Figur werden nach dem oben Ausgeführten jetzt leicht verständlich sein. Der Schnitt betraf eine weiter vorn gelegene Partie des Schneckenkanales, ging also demjenigen der Fig. 2 zu Grunde liegenden voraus. Hier ist die Insertion der Reissner'schen Membran (3) an die Crista spiralis (4) noch getroffen, zugleich hebt sich jedoch die Membran bei (2) etwas ab, und inseriert bereits an dem auf der Innenseite sichtbar werdenden Teile des Ligamentum spirale (1). Der Spalt bei (2) stellt die Einmündung des Canalis reuniens (Hensen) dar, welcher bei dieser Schnittrichtung quer getroffen wird.



Fig. 2a.

Fig. 3. Der betreffende Durchschnitt fiel bereits jenseits der Zähne der Crista spiralis in die Zona arcuata; die mit 5 bezeichnete Linie entspricht also der Lamina spiralis membranacea, die Zahl 3 gehört wiederum der Reissner'schen Membran, 1 und 1a dem Ligamentum spirale, 2 der Membran des runden Fensters an. Die Linie zwischen 3 und 5 bedeutet einen Durchschnitt der Corti'schen Membran, welche infolge gut gelungener Ausfüllung der labyrinthären Räume mit Celloidin in ihrer Lage fixiert geblieben war. Längs der Membrana basilaris sah man eine dicht geschlossene Reihe blasser zelliger Gebilde und Fasern, welche offenbar dem Corti'schen Organ angehörten, grösstenteils jedoch nicht mehr mit Sicherheit differenziert werden konnten. Daran war einerseits die ungünstige, fast tangentiale Schnittrichtung, andererseits die langdauernde Einwirkung der zu gründlicher Erweichung des Knochens nötigen Säure-Mischung Schuld. Über das eigentliche Ende, resp. den Anfang des Corti'schen Organes im Vorhofsblindsacke vermag ich demnach nichts

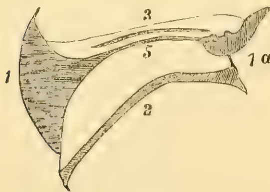


Fig. 3.

Bestimmtes auszusagen, möchte aber wegen der hier noch gefundenen Nervendurchschnitte, ferner wegen des Vorhandenseins der Corti'schen Membran vermuten, dass auch das Corti'sche Organ sich noch eine Strecke weit in funktionsfähigem Zustande in den Vorhofsblindsack hinein mit bogenförmiger Krümmung fortsetzt. Es ist zugleich zu berücksichtigen, dass auch die Membrana basilaris hier noch schwingungsfähig erscheint. —

Am inneren Abschnitte des Ligamentum spirale (1 a) tritt ein Zellenwulst auf, welcher an die Prominentia ligamenti spiralis erinnert.

Fig. 4. In dieser Figur sehen wir bei 2 die Insertion des hinteren Randes der Fenstermembran am Knochen, also mit Bezug auf die hier eingehaltene Schnittrichtung von vorne nach hinten, das Ende derselben. Die Scala tympani hört auf, die Durchschnitte beginnen den Recessus cochlearis zu treffen, dessen Grund von dem bogenförmig gekrümmten Ligamentum spirale (1) ausgefüllt wird. Vom Ductus cochlearis bleibt hier demnach nur ein kleiner Raum übrig, dessen Querschnitt einem Kreissegment zu vergleichen wäre. Die Sehne dieses Segmentes wird von dem Durchschnitte der Reissner'schen Membran (3) gebildet. Das Ligamentum spirale zeigt beiderseits den der Prominentia spiralis entsprechenden Zellenwulst. Ausserdem sah man am Präparate den zwischen beiden Wülsten befindlichen freien Rand mit einem der Stria vascularis gleichenden Epithel bekleidet, welches allerdings nur wenige Gefäss-Lumina enthielt.

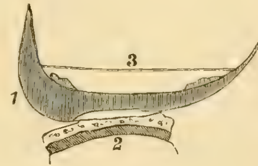


Fig. 4.

Fig. 5, 6 und 7 sind ohne weiteren Kommentar leicht verständlich. Das Segment wird kleiner, je weiter der Schnitt nach hinten fällt. Es hört auf, nachdem sich die Sehne dem Ligamentum spirale angelegt hat. Die Reste des Ligamentes gehen nach hinten in die periostale Bekleidung des Knochens über.

Combiniert man die beschriebenen Durchschnitte zu einem Gesamtbilde, so ergiebt sich eine sichelförmige Krümmung des

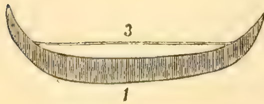


Fig. 5.

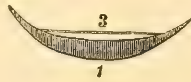


Fig. 6.



Fig. 7.

Ductus cochlearis an der Radix der Schnecke von aussen nach innen. Insbesondere muss die Lamina spiralis membranacea in eine sichelförmige Spitze auslaufen, resp. mit einer solchen beginnen, je nachdem man Anfang und Ende des beiderseits blind endigenden Schneckenkanales aufzufassen geneigt ist. Wie aus der Fig. 2 ersichtlich, schliesst das Ligamentum spirale an der inneren Seite (bei 1 a) dicht an das Ende der Zähne an; es bleibt hier also kein Raum für die Membrana basilaris mehr übrig.

Durchschnitte des Blindsackes im Bereiche des Recessus cochlearis sind wohl zuerst von Reichert[1]) beschrieben worden. Derselbe giebt aber auf Seite 14 l. c. folgende Schilderung: „An dem blindsackförmigen Ende im Vorhofe zeigt der Querdurchschnitt die Figur eines Kreissegmentes in welcher die Sehne selbst mit der ursprünglichen Paukenwand korrespondiert.“ Da unter der Bezeichnung „Paukenwand“ nur die Lamina basilaris membranacea verstanden werden kann, so hat Reichert offenbar das Durchschnittsbild, welches hier etwa den Figuren 4—7 entsprechen dürfte, wo ich also die Sehne des Segmentes als Reissner'sche Membran deuten musste, anders aufgefasst. Möglicherweise liegt hier nur ein Schreibfehler zu Grunde, und es soll statt „Paukenwand“ „Vorhofswand“ heissen. An einer anderen

[1]) Beitrag z. feineren Anat. d. Gehörschnecke des Menschen und d. Säugetiere. Abhdl. d. königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1864.

Stelle (Seite 45) sagt Reichert allerdings wieder: „An dem Blindsack ist die Paukenwand (Zona Valsalvae) nicht wie am Schneckenkörper zum Corti'schen Organe ausgebildet," welcher Ausspruch sich eventuell doch auf eine Verwechslung der genannten Membranen beziehen liesse. Ich erwähne dies nur, weil die Schilderung des berühmten Anatomen auf spätere Beschreibungen des Vorhofblindsackes vielleicht von Einfluss sein könnte.

III.

DIE

ARCHITEKTUR DES BECKENS

VON

DR. P. LESSHAFT,

PROFESSOR DER ANATOMIE IN ST. PETERSBURG.

Mit 11 Textfiguren und 3 Tafeln.

Über die Form des Beckens, seine Stellung und die Richtung seiner Höhle ist schon viel geforscht und geschrieben worden. In der letzten Zeit erschienen sogar Untersuchungen und Messungen, die auf nationale Verschiedenheiten des Beckens hinweisen, so dass man glauben könnte, dass alles, was Form und Stellung anbelangt, somit bestimmt ist und jetzt nur noch die verschiedenen Varietäten nach Nation, Rasse u. s. w. aufzustellen sind.

Die Form des Beckens ist wohl bekannt, aber nicht die Bedeutung dieser Form und die architektonischen Verhältnisse des Beckens. Die Beschreibung der Form eines Organs, wie sie bis jetzt gebräuchlich ist, giebt uns aber nur ein äusseres Bild, dessen Sinn unaufgeklärt bleibt und welches daher nur vom Gedächtnis aufgenommen, im Leben aber verhältnismässig wenig verwertet werden kann. Die Aufgabe der Anatomie kann unmöglich so beschränkt bleiben, wie sie es bis jetzt war; als beschreibendes Fach führt sie nur zur Anhäufung von Namen und Materialien, die unverwertet liegen bleiben. Wenn die topographischen Verhältnisse und die Form der Teile und Organe eine Richtschnur für die Diagnose und bei chirurgischen Eingriffen geben können, so treffen wir doch oft Chirurgen und Praktiker, die nie diese Verhältnisse praktisch studiert haben und die sich sogar öffentlich gegen das Studium der Anatomie erklären, indem sie glauben, dass die Kenntnis der Anatomie

den Chirurgen feige und unschlüssig mache. — Die Physiologie ist auch ganz isoliert von der Anatomie; die Spezialisten der Physiologie finden sich durchaus nicht genötigt die Anatomie zu studieren, sie untersuchen oft die Funktionen der Bewegungswerkzeuge, des Nervensystems u. s. w. ohne genaue vorhergehende Studien der Form, des Baues und der mechanischen Verhältnisse der bezüglichen Teile vorzunehmen. Das Verhältnis der Form zur Funktion, die Bedeutung der gegebenen Form, die Grundidee des Baues des menschlichen Körpers zu bestimmen und zu erforschen, das sind doch die eigentlichen Aufgaben der Anatomie, die das beschreibende Fach zur Wissenschaft erheben und dem untersuchten toten Material Leben einflössen und es anwendbar machen. Die genaue Kenntnis des Materials, das zum Aufbau dient, die Bestimmung der Bedeutung der Grundformen, die bei diesem Baue vorkommen und die mögliche Ergründung der Verhältnisse die am normalen Bau teilnehmen — das sind die Aufgaben der allgemeinen Anatomie, die zur Aufstellung von allgemeinen Prinzipien und Gesetzen führen muss, auf Grund welcher der Bau der einzelnen Teile des menschlichen Körpers zu erklären oder sogar durch Untersuchung des lebenden Körpers a priori zu bestimmen sei. Die in der Litteratur gegebenen, sowie eine Reihe von eigenen Untersuchungen und von unter meiner Leitung und nach gegebenen Methoden ausgeführten Arbeiten haben es mir möglich gemacht in meinen Kursen in den letzten 20 Jahren möglichst in der bezeichneten Richtung zu lehren. Im vorliegenden Aufsatze beabsichtige ich meine Arbeiten über die Architektur des Beckens zu beschreiben, d. h. über die Bedeutung der Form des Beckens als Ganzes und seiner einzelnen Teile zu handeln. Ich werde auch hier suchen, das Becken zuerst a priori aufzubauen und dann die so erlangten Resultate a posteriori zu untersuchen, wobei ich auch die Lage des Beckens, wie ich sie gefunden habe, bestimmen werde.

Nach der genau ausgeführten Arbeit von Dr. Kadjan „Über die Architektur des Fusses“[1]) erweist sich, dass das Skelet des Fusses in sagittaler Richtung ein Gewölbe bildet, welches in seinem hinteren Teile, wo die grösste Last von oben drückt, einen Abschnitt eines sphärischen Gewölbes darstellt. Der vordere Teil dieses Abschnittes zieht sich als Fortsatz schief nach vorne und unten aus und ist hier durch zwei oder drei Gelenke gesondert, es verlängert sich hier folglich der Hebel, um mit grösserer Fertigkeit zu wirken; er ist in seinen einzelnen Teilen durch elastische Polster geschieden, um vollständiger die mit den Bewegungen verbundenen Stösse und Erschütterungen zu mildern. Im vorderen Teile endet dieses Gewölbe mit einer parabolischen Krümmung der Köpfe der Metatarsus-Knochen, an der Basis der grossen Zehe ist der Kopf dieses Knochens auf eine geschmeidige Unterlage gestützt, die durch die beiden Sesambeine und die Basis der Phalange gebildet wird. Der hintere Teil dieses Gewölbes ist in sagittaler Richtung ein sphärisches Gewölbe mit einem Radius von durchschnittlich 4,4 cm. Das Centrum des Bogens liegt unter der höchsten Stelle des Gewölbes, der Mitte des Collum tali entsprechend. Die Untersuchungen von Dr. Lavrentjeff[2]) über die Bauch- und Brustwand haben gezeigt, dass der von der Wirbelsäule ausgehende Teil der Rippe, wo folglich die grösste Stütze der Wand zu suchen ist, einen sphärischen Bogen bildet, der sich nach vorne verlängert und mit einer parabolischen Krümmung endet. Aus diesen Untersuchungen kann man schliessen, dass in allen den Teilen, wo in einem verhältnismässig kleinen Raume eine möglichst starke Stütze nötig ist, wobei diese Stütze möglichst leicht und mit grösster Ersparnis von Material gebaut sein muss, wir ein sphärisches Gewölbe finden werden, welches auf Grund

---

1) Materialien zur Kenntnis der Architektur des Fusses. St. Petersburg. 1884.

2) Zur Frage von der Kraft und Wirkung der die Bauchpresse bildenden Muskeln. — Virchow's Archiv Bd. 100, H. 3. Berlin 1885. Seite 495.

der allgemeinen Gesetze der Architektur der Knochen gebaut sein muss[1]). Die Grundlage des Beckens hat allen diesen Forderungen zu entsprechen und es ist daher vorauszusetzen dass diese Grundlage ein sphärisches Gewölbe bildet, auf dessen Kuppel die Wirbelsäule ruht und das sich in den Hüftgelenken auf die unteren Extremitäten stützt. Jedes Gewölbe stützt sich aber mit seinen divergierenden Schenkeln auf den Boden, wobei der Widerstand des Bodens sie auseinander zu schieben strebt. Um dieser Aktion entgegen zu wirken müssen die divergierenden Schenkel durch einen Schluss verbunden sein, der durch seine Stärke dieser Aktion vollständig entspricht. Am Fusse ist dieser Schluss durch die Aponeurosis plantaris gegeben, die noch durch die sie bedeckenden Muskeln (M. flexor digitorum brevis, abductores hallucis et digiti quinti) bedeutend verstärkt und widerstandsfähiger gemacht wird. Ein knöchernes Gewölbe, wenn auch nach den allgemeinen Gesetzen der Architektur der Knochen gebaut, wird doch die bei den Bewegungen erhaltenen Erschütterungen und Stösse weiter leiten, da das Knochengewebe verhältnismässig wenig elastisch ist (der Elasticitätskoëffizient des Knochengewebes ist 1871—2794). Das Gewölbe muss daher geteilt sein; eine Teilung in der Mitte kann nicht zugelassen werden, da hier die Last der Wirbelsäule wirkt, folglich kann nur eine Teilung in drei Teile vorausgesetzt werden. Da der Schluss nicht in der Fläche des Gewölbes geteilt werden kann ohne die Festigkeit des Baues herabzusetzen, so kann hier nur eine Teilung in der Mitte zugelassen werden. — Zur Befestigung der Teilungsstelle des Gewölbes müssen sich zwischen den Schenkeln des Gewölbes und seiner Mitte elastische oder ge-

---

1) S. Wolf, Über die innere Architektur der Knochen und ihre Bedeutung für die Frage von Knochenwachstum. Archiv f. pathol. Anat. v. R. Virchow, Bd. L, H. 3. 1870. S. 389—450.

H. Meyer, Die Architektur der Spongiosa. Archiv Reichert und Dubois-Reymond. 1867. S. 615—628.

schmeidige Zwischenlagerungen, als amphiarthrodische Gelenke befinden, die diesen Erschütterungen möglichst entgegen wirken können, wie wir es zum Beispiel zwischen den einzelnen Teilen des Fussgewölbes als amphiarthrodische Gelenke finden. Da das Becken nicht allein als Stütze der Wirbelsäule dient, sondern auch an der Bildung der Wände der Bauch- und Beckenhöhle Anteil nimmt und den Muskeln, die den Körper bewegen, eine Stütze gewährt, so müssen an dem Grundgewölbe paarige seitlich und nach oben gerichtete Fortsätze und ein unpaariger von der konkaven Seite des Gewölbes nach unten gerichteter Fortsatz existieren. Die amphiarthrodischen Zwischenlagerungen des Gewölbes können aber jedenfalls weniger Widerstand leisten, als die knöchernen Teile des Gewölbes, da das Knorpel- und Bindegewebe absolut weniger Festigkeit besitzen, als das Knochengewebe; daher sind zwischen den Schenkeln des Gewölbes und dem unpaarigen Fortsatze Bindegewebsstränge vorauszusetzen, ebenso, wie sie als Aponeurosis plantaris zwischen den Schenkeln des Fussgewölbes existieren. Diese Bindegewebsstränge werden jedenfalls unter der Einwirkung von Muskeln stehen müssen, so wie bei der Aponeurosis plantaris, da das Bindegewebe wenig elastisch ist (der Elasticitätskoëffizient des Bindegewebes ist 166,93) und daher unter der Wirkung der Last sich allmählich ausdehnen kann. Der Schluss zwischen den Schenkeln des Gewölbes kann auch nicht aus Knochengewebe allein bestehen, da er sonst die Stösse und Erschütterungen leicht leiten würde, daher muss auch in seiner Mitte eine elastische Zwischenlagerung eingeschaltet sein. So kann man sich die Architektur des Beckens denken, auf Grund der Kenntnis vom analogen Baue anderer Teile oder der Grundsätze der theoretischen Anatomie [1]). Jetzt wollen wir sehen, wie weit das Gesagte der Wirklichkeit entspricht.

---

1) P. Lesshaft, Grundlagen der theoretischen Anatomie. I. Teil. Leipzig. 1892. S. 183—187.

Bei der Betrachtung eines Beckens müssen wir das hier vorausgesetzte Gewölbe in denjenigen Teilen suchen, die von der Basis des Kreuzbeins mit den Seitenfortsätzen gebildet werden; das wird die Mitte des Gewölbes sein; die Schenkel müssen von den Wänden der Pfannen der Hüftgelenke und den Sitzbeinhöckern gebildet werden; ausserdem von dem Teile des Darmbeins, welcher von der Pfanne bis zu der Facies auricularis reicht, wo folglich die Schenkel mit dem Mittelteile des Gewölbes sich verbinden. Diese Schenkel werden nach vorne und nach unten durch die Äste des Scham- und Sitzbeins verbunden, die als Schluss der Schenkel dienen. Die Fortsätze der Schenkel nach oben und aussen, die dem Darmbein angehören, erscheinen als Wände der Bauchhöhle; sie dienen auch als Stützen für die Muskeln der Bauchwände, des Rückens und der unteren Extremitäten, letztere sind in der Umgebung der Hüftgelenke gelagert. Von der Basis des Kreuzbeins geht nach unten, sich allmählich verschmälernd, der übrige Teil dieses Knochens und das Steissbein; sie bilden die hintere Wand der Beckenhöhle. Die Iliosakralgelenke sind zwischen der Mitte und den Schenkeln des Gewölbes gelagert; die Artikulationsflächen sind schräg von oben, aussen und vorne nach unten, innen und hinten gerichtet und stellen somit grössere Berührungsflächen dar. Da die Artikulationen keine Bewegung zulassen, so besitzen sie nur elastische (knorpelige) und bindegewebige Zwischenlagerungen, die die Intensität der Stösse und Erschütterungen mildern. Je dicker diese Knorpelschicht ist, desto mehr kann sie den bei den Bewegungen erhaltenen Erschütterungen entgegenwirken; da aber Knorpelgewebe nicht so stark ist, wie Knochengewebe, so wird durch eine solche Zwischenlagerung die Stärke des Gewölbes vermindert und das um so mehr, je dicker die Knorpelschicht ist. In den Iliosakralgelenken sind die Berührungsflächen gross, die Knorpelschichte sehr dünn und die Verbindung der Teile des Gelenkes noch durch eine dicke Bindegewebsmasse (Lig. ileo-

sacrale interosseum Bichat) verstärkt. Ausserdem wird das Gelenk noch jederseits durch starke Bänder (Lig. spinoso- et tuberoso-sacra) unterstützt, die zwischen den Schenkeln des Gewölbes und der hinteren (sakralen) Beckenwand ausgespannt sind und deren Fasern sich durchkreuzen. Die Schwere des Körpers die unmittelbar auf die Mitte des Gewölbes wirkt, könnte doch die wenig elastischen Fasern dieser Bänder allmählich dehnen, darum ist das Lig. sacro-spinosum auf seiner oberen Fläche von Muskelfasern bedeckt (M. ischio-coccygeus s. coccygeus lateralis) während sich in das Lig. sacro-tuberosum Sehnenfasern des M. biceps femoris fortsetzen.

Auf die Gewölbekonstruktion des Beckens hat schon H. Meyer[1]) hingewiesen; er sagt in seiner Anatomie: „Die beiden Hüftbeine bilden die Seitenteile und das Kreuzbein den Schlussstein des Gewölbes; die unterhalb der Pfanne liegenden Teile des Beckens, namentlich die in der Symphysis ossium pubis vereinigten Schambeine, sind eine untere Vereinigung der Seitenteile des Gewölbes, durch welche der sogenannte Horizontalschub, d. h. das seitliche Ausweichen des auf den Schenkelköpfen sitzenden Teiles des Gewölbes verhindert wird. Hierin besteht das Eigentümliche der Gewölbekonstruktion des Beckens, indem bei der gewöhnlichen Gewölbekonstruktion, z. B. am Fusse, ein Horizontalschub bis zu einem gewissen Grade möglich ist und dann durch die in der konkaven Seite des Gewölbes befindlichen Bänder gehemmt wird.“ Hierzu giebt H. Meyer zwei schematische Abbildungen der Gewölbekonstruktion und noch eine Darstellung (S. 127, Fig. 97) des senkrechten Querschnittes des Beckens. Der Schnitt geht durch die Mitte der Pfanne der einen und der anderen Seite, durch die Darmbeine und nach unten durch den aufsteigenden Ast des Sitzbeins. Die Beckengelenke bleiben vorne und die Basis des Kreuzbeins weit hinten,

1) Lehrbuch d. physiologischen Anatomie. Leipzig. 1861. S. 128.

so dass H. Meyer hier ein Gewölbe nur vermutet, aber nicht nachweist. Eine Untersuchung dieses Gewölbes, ein Beweis seiner Existenz, sein Verhältnis zur Stellung des Beckens und zur Vertikallage des Körpers sind bei H. Meyer nicht gegeben, sodass die Frage über die Gewölbekonstruktion des Beckens und das Verhältnis einer solchen Konstruktion zur Lage des Körpers bis jetzt noch durchaus nicht gelöst oder entschieden ist. Bis jetzt ist es nur möglich a priori einen solchen Bau zuzulassen. In der vorliegenden Arbeit hatte ich die Absicht den Bau des Beckens und seine Stellung bei der vertikalen Lage des Körpers einer möglichst genauen Untersuchung zu unterwerfen und gehe jetzt zur Beschreibung der von mir erhaltenen Resultate über.

Die Methoden der Untersuchung waren folgende: um die Stellung des Beckens bei vertikaler Lage des Körpers zu bestimmen, wurden die zu untersuchenden Kadaver folgendermassen befestigt: es wurde auf zwei hohen Gestellen mit einem Zwischenraume von $^3/_4$ Meter und auf einer Höhe von 180 bis 200 cm, je nach der Länge des Kadavers, eine eiserne Stange quer gelagert; die horizontale Lage dieser Stange wurde durch eine Wasserwage bestimmt. An beiden Enden der Stange unweit der Stelle, wo sie befestigt sind, wird ein Senkblei aufgehängt, so dass beim Visieren von der Seite die beiden Schnüre der Senkbleie eine frontale Fläche bilden. Darauf wird an der horizontalen Stange ein Leichnam in vertikaler Lage befestigt, sodass er möglichst genau der vertikalen Haltung eines Lebenden entspricht; die unteren Extremitäten werden dabei gerade gestellt, die Fusssohlen auf den Boden, wie es beim Lebenden in seiner vertikalen Lage ist. Der Kadaver ist so befestigt, dass beim Visieren das Senkblei jeder Seite folgende Teile streift: den hinteren Rand der äusseren Öffnung des Gehörganges, die Mitte des Akromialfortsatzes des Schulterblattes, die Spitze des Trochanter major und 18 bis 24 mm vor der Spitze des Malleolus externus verläuft. Die Frontalfläche, die man sich durch die

Lage der beiden Senkbleie gezogen denkt, muss durch die Centra der beiden Hüftgelenke gehen, da diese Centra der Spitze des Trochanter major entsprechend gelagert sind. Nach Befestigung des Kadavers in der angegebenen Lage und einer Kontrollvisierung der einen und der anderen Seite in der Fläche der Lage der Senkbleie wird mit einem Anilinstift genau in der Fläche der Senkbleie längs der Seitenfläche des Beckens, über der Spitze des Trochanter major eine Linie gezogen und das sowohl von der einen als auch von der anderen Seite. Nach wiederholter Kontrollvisierung in der Fläche der Senkbleie werden die Weichteile in den bezeichneten Linien bis auf die Beckenknochen und den Trochanter durchschnitten. Nach jedem Schnitt werden Kontrollvisierungen angestellt und in der Tiefe der Schnitte wird wieder mit einem Anilinstifte in der Richtung der Schnitte eine Linie an jeder Seite der Beckenknochen und des Trochanter major gezogen. Die Richtung der Linien wird durch Visieren kontrolliert, der Leichnam dann abgenommen und das Becken ausgeschnitten. Alle Untersuchungen werden an nicht secierten Kadavern vollführt, beim Ausschneiden des Beckens wird die Bauchhöhle geöffnet, die Eingeweide aus der Bauch- und Beckenhöhle entfernt und die Wirbelsäule durch einen Schnitt zwischen dem 4. und 5. Lendenwirbel vom Becken getrennt; darauf werden beiderseits die Weichteile der Schenkel durch einen Zirkelschnitt zwischen dem oberen und mittleren Drittel durchschnitten und die Schenkelknochen durchsägt. Am so abgelösten Becken werden alle Weichteile entfernt und die Gelenke und Ligamente abpräpariert. Darauf wird das Becken wieder an einer horizontalen Stange befestigt, die horizontale Lage der Querstange durch eine Wasserwage bestimmt und zu beiden Seiten des Beckens je ein Senkblei an der Stange aufgehängt. Dann wird die Lage des Beckens so reguliert, dass die Anilinstreifen an beiden Seiten des Beckens beim Visieren von der Seite genau in die Fläche der beiden Senkbleie fallen;

der untere Teil des Beckens berührt dabei eine darunter gelegene Horizontalebene, welche auch mittelst der Wasserwage kontrolliert wird. In dieser Lage wird mittelst Messinglineal und Winkelmessern die Neigung des Beckeneinganges und -ausganges bestimmt, ebenso die Neigung der Symphysis ossium pubis, die Entfernung zwischen der Spitze des Steissbeins und der darunter liegenden Horizontalebene und die Entfernung zwischen den Frontalebenen, von denen die eine durch die Spinae anteriores superiores ilei, die andere durch die Mitte der Tuberculi pubis geht. Ausserdem wird die Konjugata des Ein- und Ausganges der Beckenhöhle gemessen und die Messungen der einzelnen Teile des Beckens gemacht. Nachdem alle diese Messungen vollendet sind, wird das Becken aus seiner Horizontallage entfernt und in der Frontalfläche, die durch die beiden mit Anilin bezeichneten Seitenlinien der Beckenknochen geht, durchsägt. Die Ränder der durchsägten Fläche der Beckenknochen werden hierauf mit einem Anilinstifte bestrichen und auf einem Bogen Schreibpapier abgedrückt, der so erhaltene Abdruck der durchsägten Fläche wird dann einer Analyse unterworfen. Um die Winkel der Ein- und Ausgangsneigung des Beckens zu kontrollieren, werden die Winkel in den bei den Messungen erhaltenen Entfernungen (Länge der Symphysis ossium pubis, Länge des Kreuzbeins und Steissbeins) auf einen Bogen Papier projiziert, die entsprechenden Becken in sagittaler Richtung durchsägt, sodass die Sägefläche durch die Mitte der Symphysis ossium pubis und die Mitte des Kreuz- und Steissbeins geht. Die Ränder der Sägefläche werden gleichfalls mit einem Anilinstifte bestrichen und die Sägefläche auf die konstruierte Zeichnung so aufgelegt, dass die einzelnen Teile des Präparates sich auf die entsprechenden Teile der Zeichnung auflagern. Durch diese Auflagerungen werden die Messungen der Beckenneigung, der Lage und Grösse der Symphyse, der Länge der Konjugata und der Länge des Kreuz- und Steissbeins genau

kontrolliert, ebenso wie auch das Verhältnis der Frontalfläche der Spinae ant. sup. ilei und der Tuberculi pubis. Auf diese Kontrollauflagerung muss ich besonderes Gewicht legen, da dadurch die bei den Messungen erhaltenen Zahlen eine mehr wissenschaftliche Bedeutung erlangen. Bei der Bestimmung der Winkel der Beckenneigungen wurden diese Winkel einerseits von mir bestimmt, anderseits von meinen Assistenten kontrollirt. Nach dieser kurzen Beschreibung der hier befolgten Methode werde ich jetzt zur Beschreibung der Ergebnisse über die Architektur des Beckens, die Lage und Neigung des Beckens bei aufrechtem Stehen und die Widerstandsfähigkeit des Beckens übergehen.

I. Die Architektur des Beckens.

Auf Grund der oben aufgeführten aprioristischen Konstruktion des Beckens, muss es ein elliptisches oder sphärisches Gewölbe darstellen, auf dessen Gipfel die Last des darüber liegenden Körpers ruht, und dessen Schenkel sich auf die unteren Extremitäten stützen. Um dem Auseinanderweichen der Schenkel dieses Gewölbes entgegenzuwirken, werden diese Schenkel durch die Symphysis ossium pubis in ihrer Lage erhalten. H. Meyer[1]) sagt von der Konstruktion des Beckens, dass es „auf den ersten Anblick als ein Gewölbe erscheint und zwar, da es in sich geschlossen ist, als ein Tonnengewölbe, indessen erscheint es namentlich für die Auffassung der Verhältnisse vor der vollendeten Ausbildung der Beckenbeine angemessener, dasselbe als ein einfaches Gewölbe anzusehen, welches auf den Femurköpfen ruht, und dessen Fusspunkte durch die Schambeine untereinander verbunden sind, also als ein sogenanntes „bow-string"-Gewölbe. Das Kreuzbein erscheint dabei als der

---

[1]) H. Meyer, Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig. 1873. S. 285.

Schlussstein des Gewölbes. Während aber der Schlussstein eines architektonischen Gewölbes sich als ein Keil von oben her eindrängt, findet man, dass das Kreuzbein unten (vorne) breiter als oben (hinten) ist, es kann deshalb nicht ohne weiteres mit einem Gewölbeschlussstein gewöhnlicher Art verglichen werden und allerdings ist die Art, wie das Kreuzbein das Gewölbe schliesst, eine sehr abweichende."

Um das Gesagte über die Konstruktion des Beckens zu prüfen, wurden 10 Kadaver nach der oben beschriebenen Methode untersucht, darunter waren 8 männliche und 2 weibliche Kadaver. Nachdem die Kadaver in vertikaler Stellung befestigt und zu beiden Seiten des Beckens der Weichteile in der Frontalfläche der Senkbleie bis auf die Beckenknochen durchschnitten waren, wurden nach Bestimmung der Neigung des Beckens, die abpräparierten Becken in der bezeichneten Fläche durchsägt, und von der Sägefläche des hinteren Teiles des Beckens ein Abdruck verfertigt. Die dabei erlangten Resultate waren folgende:

I. Männliches Becken. Die Sägefläche geht jederseits durch das Collum des Wirbelbogens vor den Artikulationsfortsätzen des fünften Lumbalwirbels, weiter dringt sie durch den hinteren Teil des Körpers dieses Wirbels und geht hinter dem vorderen Rand der Basis des Kreuzbeins vorbei. Zu beiden Seiten schneidet diese Fläche die Hüftbeine, geht etwas (rechts 1 mm, links 2 mm) hinter dem Centrum der Hüftbeinpfanne und dringt unten durch den aufsteigenden Ast des Sitzbeins, in einer Entfernung von 1,2 cm von der Verschmelzung dieses Astes mit dem absteigenden Aste des Schambeins. In der Gegend der Incisurae ischiadicae maj. geht die Sägefläche durch das Hüftbein in einer Entfernung von 2,7 cm vom Rande des Ausschnittes. Die Sägefläche ist vor der Mitte des Gewölbes gelagert; die Mitte des oberen Randes dieser Fläche befindet sich 10,5 cm weit von der Spitze des Dornfortsatzes des 5. Lumbalwirbels. Der Ra-



Lichtdruck von Kühl & Co., Frankfurt a. M. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

dius der rechten Pfanne ist = 2,4 cm, der der linken = 2,5 cm. Durch die Centren der beiden Hüftbeinpfannen und den oberen Teil der Sägefläche der Kreuzbeinbasis, in einer Entfernung von $1^1/_2$ mm von der Mitte des oberen Randes dieser Basis kann man einen Kreisbogen ziehen, dessen Radius = 7,8 cm ist; das Centrum dieses Bogens ist 1,1 cm über der Linie gelagert, welche die Mittelpunkte der Pfannen verbindet.

II. Männliches Becken (Fig. 1). Die Sägefläche passiert die Mitte der Gelenkfortsätze des 5. Lumbalwirbels, geht schräg durch den breitesten Teil des Kreuzbeins, durch die Hüft-Kreuzbeingelenke, durch die Hüftbeine und die Körperteile der Sitzbeine. Die Hüftbeine schneidet die Sägefläche rechts in einer Entfernung von 1,5 cm von dem Rande des grossen Sitzbeinausschnittes, links in einer Entfernung von 1,7 cm; sie verläuft hinter dem Centrum der Hüftbeinpfanne (rechts ist der Querdurchmesser des Pfannenschnittes = 3,6 cm, links = 4,3 cm, rechts ist der Abstand von dem hinteren Rand = 1,3 cm, links = 1,8 cm). Nach unten geht die Sägefläche durch den aufsteigenden Ast des Sitzbeins in einer Entfernung von rechts = 2,7 cm, links = 2,6 cm von der Verschmelzungsstelle mit dem absteigenden Aste des Schambeins. Die Sägefläche geht unten etwas vor, oben etwas hinter der Mitte des Gewölbes, die Mitte des oberen Randes dieser Fläche ist in einer Entfernung von 10,9 cm von der Spitze des Dornfortsatzes des 5. Lumbalwirbels gelagert. Der Radius des Pfannenabschnittes ist rechts = 1,5 cm, links = 2,1 cm. Durch die Centren der beiden Hüftbeinpfannen und die Mitte der Basis des Kreuzbeins, kann

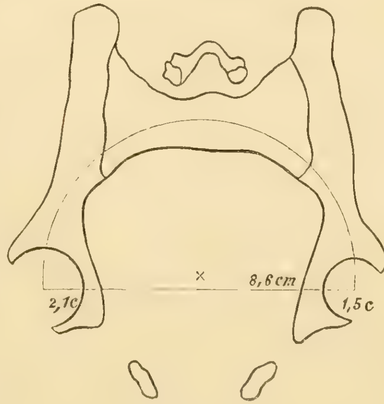


Fig. 1.

man einen Kreisbogen ziehen, dessen Radius = 8,6 cm ist. Der Kreisbogen geht durch die in transversaler Richtung erhaltene Mitte der Basis des Kreuzbeins; in sagittaler Richtung geht der Bogen an der Stelle der Verbindung des oberen Drittels mit dem mittleren Drittel der Sägefläche des Kreuzbeins, in einer Entfernung von 8 mm vom vorderen Rande der Basis. Das Centrum dieses Kreisbogens ist 0,9 cm über der Linie gelagert, die die Mittelpunkte der Pfannen verbindet.

III. Männliches Becken von einem jungen Subjekte mit gut entwickelter Muskulatur (Fig. 2). Die Sägefläche geht hinter den Gelenkfortsätzen des 5. Lumbalwirbels, 3 mm hinter dem hinteren Rande des Wirbelkanals, durch die Basis des Kreuzbeins, so dass der untere Rand der Sägefläche des Kreuzbeins 2,4 cm unter den Rand des Promontoriums fällt. Zu beiden Seiten streift die Sägefläche das Kreuz-Hüftbeingelenk, die Hüftbeinknochen, die Gelenkpfannen; sie geht durch die absteigenden Äste der Schambeine, rechts 1,5 cm und links 1,2 cm über der Verbindung dieser Äste mit den aufsteigenden Sitzbeinästen und durch den unteren Rand der Schambeinsynchondrose, sogleich über dem Lig. arcuatum pubis. Durch die Hüftbeine geht die Sägefläche rechts 1,9 cm vom Rande des grossen Sitzbeinausschnittes, links 1,8 cm von demselben Rande. An den Gelenkpfannen geht die Fläche durch die Centra derselben (rechts 1 mm vor dem Centrum). Die Sägefläche geht, ohne Zweifel, nahe der Mitte des Gewölbes; oben etwas hinter dieser Mitte und am rechten Schenkel ist sie um 1 mm vom Centrum der Pfanne nach vorne gerückt. Die Mitte des oberen Randes

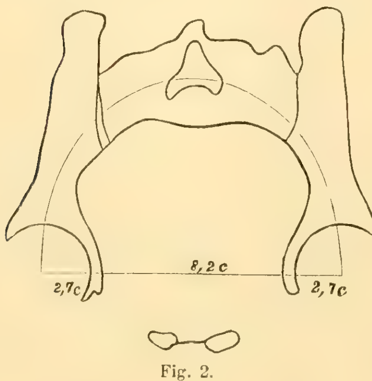


Fig. 2.

ist 8,8 cm von der Spitze des Dornfortsatzes des 5. Lumbalwirbels entfernt. Der Radius des Pfannenabschnittes ist rechts und links 2,7 cm. Durch die Centra der beiden Hüftbeinpfannen und die Mitte der Basis des Kreuzbeins kann man einen Kreisbogen ziehen, dessen Radius = 8,3 cm ist. Das Centrum dieses Bogens ist 1,1 cm über einer Linie gelagert, die die Mittelpunkte der Pfannen verbindet.

IV. Männliches grosses Becken von einem jungen Individuum. Die Sägefläche dringt durch den Körper des 5. Lumbalwirbels, in einer Entfernung von 1,8 cm vom hinteren Rande dieses Körpers. Weiter geht sie durch den vorderen Teil der Basis des Kreuzbeins, 1,2 cm unter dem vorderen Rande dieser Basis. Die Sägefläche geht nicht durch die Kreuz-Hüftbeingelenke, sondern zu beiden Seiten von diesen Gelenken durch die Hüftbeine, rechts 3,1 cm und links 3,3 cm vor dem Rande des grossen Sitzbeinausschnittes. In den Gelenkpfannen geht die Sägefläche hinter den Centra der Pfannen, rechts 0,7 cm, links 0,8 cm hinter den Centra. Der Diameter der Pfannen ist = 5,5 cm. Unten geht die Sägefläche durch den aufsteigenden Ast des Sitzbeins, rechts in einer Entfernung von 2,7 cm, links von 2,9 cm, von der Verbindung dieses Astes mit dem absteigenden Aste des Schambeins. Die Sägefläche verläuft vor der Mitte des Gewölbes; der Teil des Körpers des fünften Lumbalwirbels, der nach vorne abgesägt war, misst in sagittaler Richtung vom oberen Rande 2,5 cm. Die Mitte des oberen Randes der Sägefläche ist 19,7 cm von der Spitze des Dornfortsatzes des fünften Lumbalwirbels entfernt. Der Radius des Pfannenabschnittes ist rechts = 2,2 cm, links = 2,1 cm. Durch die Centra der beiden Pfannenabschnitte und die Mitte des oberen Teiles der Basis des Kreuzbeins kann man (in einer Entfernung von 3 mm vom oberen Rande der Basis) einen Kreisbogen ziehen, dessen Radius = 9,1 cm ist. Das Centrum dieses Bogens ist 0,5 cm über der Linie gelagert, die die Mittelpunkte der Pfannen vereinigt.

V. Weibliches Becken. Die Sägefläche geht oben gleich hinter dem Körper des fünften Lumbalwirbels; unten kreuzt sie den vorderen Rand der unteren Fläche dieses Wirbels und dringt weiter durch die intervertebrale Knorpelplatte des Promontoriums vor dem Rande der Basis des Kreuzbeins; zu beiden Seiten dringt die Sägefläche durch die Hüftbeine rechts in einer Entfernung von 3,1 cm, links 3,0 cm vom Rande des grossen Sitzbeinausschnittes, vor dem Kreuz-Hüftbeingelenke. In den Gelenkpfannen geht sie fast durch die Mitte, rechts in einem Abstande von 2,2 cm vom vorderen und 2,3 cm vom hinteren Rande der Pfanne, links in einer Entfernung von 2,4 cm vom vorderen und 2,1 cm vom hinteren Rande. Unten kreuzt die Sägefläche die absteigenden Äste der Schambeine, rechts 5 mm und links 4 mm von der Verschmelzungsstelle dieses Astes mit dem aufsteigenden Aste des Sitzbeins. Die Sägefläche geht im oberen Teile vor dem Gewölbe und nähert sich nach unten der Mitte der Schenkel des Gewölbes, ist rechts im Vergleich zur linken Seite etwas mehr nach hinten gerichtet; oben streift sie schief den Körper des fünften Lumbalwirbels. Der sagittale Durchmesser der oberen Fläche des abgesägten Teiles ist = 3,5 cm. Die Mitte des oberen Randes der Sägefläche befindet sich in einer Entfernung von 12,1 cm von der Spitze des fünften Lumbaldornfortsatzes. Der Radius des Pfannenabschnittes ist rechts = 2,8 cm, links = 2,7 cm. Durch die Centra der Gelenkpfannen beider Seiten und der Knorpelscheibe des Promontoriums (hier in einer Entfernung von 7 mm vom unteren Rande der Sägefläche) kann man einen Kreisbogen ziehen, dessen Radius = 8,8 cm ist. Das Centrum dieses Bogens ist 1,2 cm über der Linie gelagert, die die Centra der Gelenkpfannen verbindet.

VI. Männliches Becken (Fig. 3). Die Sägefläche geht so dicht hinter den Gelenkfortsätzen des fünften Lumbalwirbels, wobei rechts der hintere Teil dieses Fortsatzes in einem Abstande

von 3 mm und links — von 5 mm von der Spitze desselben abgesägt ist; weiter verläuft die Fläche längs dem hinteren Rand des Wirbelkanals und dringt durch die Basis des Kreuzbeins, durch die Mitte der ersten Foramina sacralia antica und die Verwachsung der beiden ersten Kreuzwirbel, so dass der Körper der falschen Wirbel von einer nach hinten sich verbreiternden Rinne umgeben ist. Zu beiden Seiten geht die Sägefläche durch die Kreuz-Hüftbeingelenke und die Ligamenta sacro-iliaca interossea, durch die beiden Hüftbeine, rechts 2 cm, links 2,1 cm von dem Rande des grossen Sitzbeinausschnittes. Weiter streift die Sägefläche die Gelenkpfannen, rechts in einem Abstande von 2,8 cm vom vorderen Rande, und 2,2 cm vom hinteren Rande der Pfanne, links 2,7 cm vom vorderen und 2,3 cm vom hinteren Rande der Pfanne. Nach unten geht die Sägefläche durch die aufsteigenden Äste des Sitzbeins, in einer Entfernung rechts von 5,0 mm, links 6,0 mm (längs dem inneren Rande der Äste gemessen) von der Verschmelzungsstelle mit den absteigenden Ästen der Schambeine. Die Sägefläche geht augenscheinlich fast durch die Mitte des Gewölbes; der untere (vordere) Rand des Kreuzbeindurchschnittes liegt 3 cm unter dem vorderen Rande der Basis dieses Knochens. Die Mitte des oberen Randes der Sägefläche ist in einer Entfernung von 9,6 cm von der Spitze des Dornfortsatzes des fünften Lumbalwirbels gelagert. Der Radius des Pfannenabschnittes ist rechts = 2,5 cm, links = 2,4 cm. Durch die Centra der Gelenkpfannen und den Körper des falschen Kreuzwirbels 8,0 mm vom

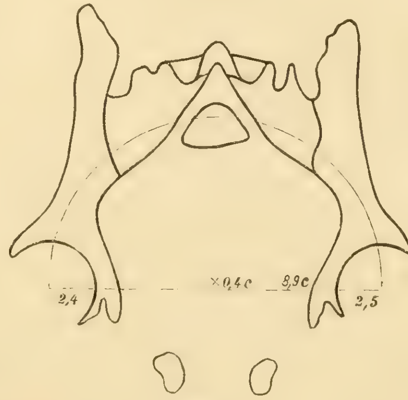


Fig. 3.

hinteren Rande dieses Körpers kann man einen Kreisbogen ziehen, dessen Radius = 8,9 cm ist; der Bogen geht beiderseits durch die Verbindungsstelle des unteren (vorderen) Drittels mit dem mittleren Drittel des Kreuz-Hüftbeingelenkes und durch die Mitte des über der Gelenkpfanne gelegenen Teiles der Hüftbeine. Das Centrum dieses Bogens ist 0,4 cm über der Linie gelagert, die die Centra der Gelenkpfannen verbindet.

VII. Männliches Becken (Fig. 4). Die Sägefläche dringt durch den vorderen Teil der Gelenkfortsätze des fünften Lumbalwirbels, rechts in einer Entfernung von 4,0 mm, links von 3,0 mm vom vorderen Rande dieses Fortsatzes. Sie geht durch die Basis des Kreuzbeins und streift die Vorderfläche dieses Knochens 2,2 cm unter dem Rande seiner Basis. Zu beiden Seiten geht die Sägefläche durch die Kreuz-Hüftbeingelenke und durch die Hüftbeine, rechts in einem Abstand von 1,7 cm, links von 2,0 cm von dem Rande des grossen Sitzbeinausschnittes.

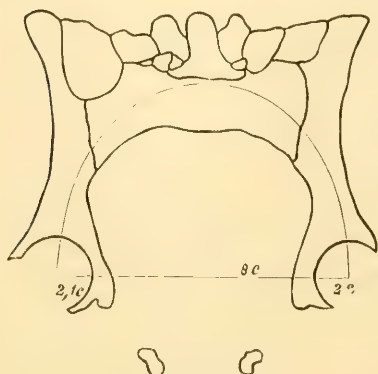


Fig. 4.

Durch die Gelenkpfannen geht die Fläche rechts 3,2 cm vom vorderen Rande und 1,3 cm vom hinteren Rande der Pfanne, links 3,1 cm vom vorderen und 1,4 cm vom hinteren Rande der Pfanne. Endlich geht die Sägefläche nach unten durch die aufsteigenden Sitzbeinäste, rechts 1,6 cm, links 1,4 cm von der Verschmelzungsstelle mit den absteigenden Ästen der Schambeine. Die Sägefläche geht auch hier durch die Mitte des Gewölbes. Die Mitte des oberen Randes der Fläche ist in einer Entfernung von 10,1 cm von der Spitze des Dornfortsatzes des fünften Lumbalwirbels gelagert. Der Radius des Pfannenabschnittes ist rechts = 2,0 cm, links = 2,1 cm. Durch die Cen-

tra der Gelenkpfannen und fast die Mitte der Basis des Kreuzbeins (1,4 cm unter dem oberen Rande und 1,2 cm über dem unteren Rande dieses Knochens) kann man einen Kreisbogen ziehen, dessen Radius = 8,0 cm ist. Der Bogen geht durch die Mitte des Kreuzbeins und beiderseits durch die Mitte des über der Gelenkpfanne gelegenen Teiles des Hüftbeins. Das Centrum dieses Bogens ist 0,9 cm über der Linie gelagert, die die Centra der Gelenkpfannen verbindet.

VIII. Männliches Becken von einem circa fünfzigjährigen Individuum (Fig. 5). Die Sägefläche geht längs dem hinteren Rande der oberen Fläche des Körpers des fünften Lumbalwirbels vor den Gelenkfortsätzen und durch die Basis des Kreuzbeins. Von beiden Seiten dringt die Sägefläche durch die Kreuz-Hüftbeingelenke und die Hüftbeine in einer Entfernung rechts von 2,8 cm, links von 2,4 cm von dem hinteren Rande des grossen Sitzbeinausschnittes. Die Vorderfläche des Kreuzbeins wird 2,0 cm unter dem Rande der Basis dieses Knochens gestreift. Durch die Gelenkpfannen geht die Sägefläche rechts in einer Entfernung von 4,1 cm vom vorderen, und 0,9 cm vom hinteren Rande der Pfanne; links 4,2 cm vom vorderen und 0,8 cm vom hinteren Rande. Unten durchkreuzt die Sägefläche die absteigenden Äste der Sitzbeine rechts in einem Abstande von 4,1 cm, links von 3,3 cm von der Verschmelzungsstelle dieser Äste mit den absteigenden Ästen der Schambeine. Die Sägefläche liegt hier etwas vor der Mitte des Gewölbes, rechts

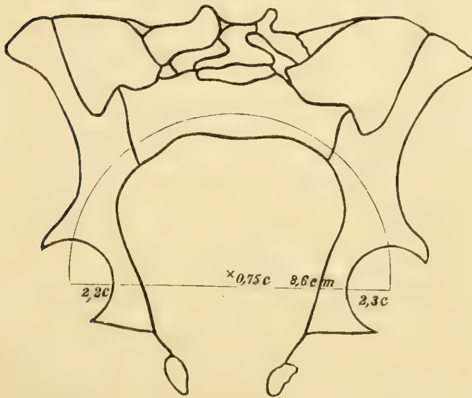


Fig. 5.

etwas mehr nach vorn, als links. Die Mitte des oberen Randes der Fläche ist = 12,3 cm von der Spitze des fünften Lumbaldornfortsatzes entfernt. Der Radius des Pfannenabschnittes ist rechts = 2,3 cm, links 2,2 cm. Durch die Centra der beiden Gelenkpfannen und die Mitte des durchsägten Kreuzbeins (1,5 cm vom oberen Rande und 1,5 cm vom unteren Rande des Knochens entfernt) kann man einen Kreisbogen ziehen, der zu beiden Seiten etwas von der Mitte desjenigen Teiles des Hüftbeins, welcher über der Gelenkpfanne gelagert ist, nach auswärts verläuft. Der Radius dieses Bogens ist 8,6 cm; das Centrum dieses Bogens liegt 0,8 cm über der Linie die die Mittelpunkte der Gelenkpfannen miteinander verbindet.

IX. Männliches Becken, die Beckenknochen, besonders die Hüftknochen sind sehr stark entwickelt; am Rande steigt die Dicke dieses Knochens bis auf 2,3 cm, während gewöhnlich sie nur 1,3 bis 1,5 cm ist. Der Rand des Hüftbeins ist stark nach vorne und innen gerichtet, das Promontorium ist wenig vorspringend. Die Sägefläche geht durch den Körper des fünften Lumbalwirbels in einem Abstande von 2,0 cm vom hinteren Rande der oberen Fläche dieses Wirbels und von 2,2 cm von dem vorderen Rande dieser Fläche. Weiter geht die Sägefläche 5 mm vom vorderen Rande der oberen Fläche des Körpers dieses Wirbels und streift die Knorpelscheibe 1,3 cm über dem vorderen Rande der Basis des Kreuzbeins. Zu beiden Seiten dringt die Sägefläche vor den Kreuz-Hüftbeingelenken durch die Hüftbeine, rechts in einem Abstande von 2,5 cm und links von 3,0 cm vom Rande des grossen Sitzbeinausschnittes. Durch die Gelenkpfannen geht die Sägefläche rechts in einem Abstande von 4,5 cm vom vorderen und 0,5 cm vom hinteren Rande des Pfannenausschnittes, links 4,3 cm vom vorderen und 0,7 cm vom hinteren Rande. Nach unten kreuzt die Sägefläche die aufsteigenden Äste der Sitzbeine, rechts in einer Entfernung von 2,9 cm, links 2,5 cm von der Verschmelzungsstelle dieser

Äste mit den absteigenden Ästen der Schambeine. Die Sägefläche liegt hier oben stark vor der Mitte des Gewölbes, während sie unten etwas hinter der Mitte seiner Schenkel und der Mitte der Gelenkpfannen durchgeht; rechts ist die Fläche etwas mehr nach hinten gerückt, als links. Die Mitte des oberen Randes der Sägefläche ist in einer Entfernung von 13,7 cm von der Spitze des Dornfortsatzes des fünften Lumbalwirbels gelagert. Der Radius des Pfannenabschnittes ist rechts = 1,3 cm, links = 1,9 cm. Durch die Centren der beiden Pfannenabschnitte und der Verbindungsstelle des unteren Drittels mit dem mittleren Drittel der durchsägten Fläche des Körpers des fünften Lumbalwirbels (in der Mitte dieser Fläche, 0,7 cm über dem unteren und 1,5 cm über dem oberen Rande der Sägefläche) kann man einen Kreisbogen ziehen, dessen Radius 8,8 cm misst. Das Centrum dieses Bogens entspricht genau der Mitte der Linie, die die Mittelpunkte der Pfannenabschnitte miteinander verbindet; es ist nicht über dieser Linie gelagert.

X. Weibliches Becken von einem 51 jährigen Individuum. Die Beckenknochen sind stark entwickelt; längs dem Rande der Hüftbeine besonders der Mitte der äusseren Lippe des Hüftbeinkammes entsprechend, längs dem Rande der Incisura obturatoria und längs dem rechten Rande der Basis des Kreuzbeins sind kleine teilweise scharfe Exostosen zu bemerken. Die Sägefläche geht durch den hinteren Teil des Körpers des fünften Lendenwirbels in einem Abstande von 0,5 cm vom hinteren Rande der oberen Fläche und 3,3 cm vom vorderen Rande dieser Fläche. Weiter dringt die Sägefläche durch die Knorpelscheibe und den vorderen Teil der Basis des Kreuzbeins und streift die Vorderfläche dieses Knochens 0,4 cm unter dem vorderen Rande der Basis. Zu beiden Seiten geht die Sägefläche vor dem Kreuz-Hüftbeingelenke, durch die Hüftbeine, rechts 3,8 cm, und links 4,9 cm von dem Rande des grossen Sitzbeinausschnittes. Durch die Gelenkpfannen geht die Fläche

rechts in einem Abstande von 1,9 cm vom vorderen Rande und 2,4 cm vom hinteren Rande der Pfanne; links 1,1 cm vom vorderen und 3,2 cm vom hinteren Rande der Pfanne. Endlich geht die Sägefläche nach unten durch die absteigenden Äste der Schambeine, rechts in einer Entfernung von 0,5 cm, links 0,9 cm von der Verschmelzungsstelle dieser Äste mit den aufsteigenden Ästen der Sitzbeine (längs dem inneren Rande gemessen). Die Sägefläche liegt vor der Mitte des Gewölbes, besonders oben, ganz in der Frontalfläche, rechts sowie auch links. Die Mitte des oberen Randes der Sägefläche ist in einer Entfernung von 14,1 cm von der Spitze des Dornfortsatzes des fünften Lendenwirbels gelagert. Der Radius des Pfannenabschnittes ist beiderseits = 2,3 cm. Durch die Centra der beiden Gelenkpfannen und die Mitte der Knorpelscheibe, 1,0 cm über dem unteren Rande der Schnittfläche der Wirbelbasis kann man einen Kreisbogen ziehen, dessen Radius = 8,8 cm ist. Das Centrum dieses Bogens ist 0,7 cm über der Linie gelagert, welche die Mittelpunkte der Gelenkpfannen verbindet.

Aus diesen Untersuchungen kann man schliessen, dass das Becken öfter ein elliptisches Gewölbe, welches in den Fällen 2, 3, 6, 7, 8 gut ausgeprägt war oder ein sphärisches Gewölbe ist, wie in dem Falle 9, wo das Centrum des Gewölbebogens genau der Mitte der die Mittelpunkte der Pfannen verbindenden Linie entsprach. Die Mitte des Gewölbes wird von dem Kreuzbeine gebildet, seine Schenkel von den beiden Hüftbeinen, beim Stehen wirkt die Belastung auf die beiden Hüftgelenke und auf die Beine, beim Sitzen auf die Sitzbeinhöcker. Um dem seitlichen Ausweichen der Schenkel entgegenzuwirken, werden sie durch einen Schluss in ihrer Lage erhalten; diesen Schluss bilden die beiderseitigen Scham- und Sitzbeinäste mit der Knorpelsymphysis in der Mitte. Der Radius dieses Gewölbes ist als Mittelzahl = 8,56 cm, steigt nach den vorliegenden Untersuchungen bis auf 9,1 cm und fällt bis 7,8 cm, variiert

folglich bis auf 1,3 cm, wobei er ungefähr bis auf 6 mm fällt oder steigt. An den Becken 2, 3, 6 und 8 konnte man auf der Sägefläche die Druck- und Zuglinien der einzelnen Knochenplättchen genau verfolgen; sie sind, wie es auch auf der Photographie der Sägefläche des Beckens VII (Taf. IX) zu sehen ist, so gerichtet, dass sie sich, den Stellen entsprechend, wo mit dem angegebenen Radius der Kreisbogen gezogen wurde, kreuzen. Die breiten Seitenteile der Hüftbeine sind als Flügel des Gewölbes anzusehen, sie bilden die seitlichen Knochenwände des grossen Beckens, dienen den Muskeln der Hüftgelenke und der Bauchwände als Anfangs- und Insertionsstelle und sind proportional zum Drucke der Baucheingeweide und dem Grade der Thätigkeit der entsprechenden Muskeln entwickelt[1]). Den grössten Widerstand der von oben wirkenden Belastung würde dieses Gewölbe bieten, wenn es ganz aus Knochengewebe konstruiert wäre, nur würde es dann die mit den Bewegungen der unteren Extremitäten verbundenen Stösse und Erschütterungen nach oben, zu den Centralteilen, verhältnismässig leicht leiten[2]). Entsprechend dieser Forderung, besteht das Gewölbe aus drei Teilen: dem mittleren Teile (das Kreuzbein) und den beiden Seitenteilen (die Hüftbeine); die Teile verbinden sich jederseits durch eine Syndesmose und durch ein Gelenk — nämlich durch das Kreuz-Hüftbeingelenk. Die Gelenkflächen können nur mit einer sehr dünnen Knorpelschicht bedeckt sein, da sonst die Widerstandsfähigkeit des Gewölbes herabgesetzt sein würde. Die Widerstandsfähigkeit des Knochens ist nach Rauber[3]) auf je 1 □mm Querschnitt = 12,56 bis 16,8 Kilogramm, die

---

1) P. Lesshaft, Über die Bedeutung der Bauchpresse für die Erhaltung der Baucheingeweide in ihrer Lage. Anatom. Anzeiger. III. Jahrg. 1888. Nr. 27 u. 28.

2) P. Lesshaft, Über die Vorrichtungen in den Gelenken zur Milderung der mit den Bewegungen verbundenen Stösse und Erschütterungen. Anatomischer Anzeiger. I. Jahrg. 1886. Nr. 5.

3) Elasticität und Festigkeit des Knochens. Leipzig. 1876. pag. 20.

des hyalinen Knorpels ist = 0,17 bis 0,51 Kilogramm. In Wirklichkeit sind die Gelenkflächen mit einer rauhen, dünnen Knorpelschicht bedeckt, deren Dicke von 0,6 bis 1,2 mm variiert. Die Zwischenschicht wird vergrössert: erstens dadurch, dass die Kontaktflächen uneben und rauh sind, zweitens dadurch, dass diese Flächen schief gestellt sind und dies nicht nur in der Richtung von aussen nach innen, sondern auch von aussen — und vorn, nach innen — und hinten. Die feuchten Gelenkflächen sind immer viel vorteilhafter für die Milderung der Stösse und Erschütterungen, darum ist das Gewölbe auf der Stelle, wo die Belastung hauptsächlich drükt, jederseits durch ein Gelenk gesondert, hinter welchem eine starke Syndesmose sich befindet (Ligg. sacro-iliaca interossea Bichat s. Ligg. vaga posteriora H. Meyer). Diese Syndesmose besteht aus sich kreuzenden Fasern, die wie Druck- und Zugkurven gelagert sind. Die Zwischenräume dieser Fasern sind mit Fett ausgefüllt. Durch diese Gelenk-Bindegewebeverbindung sind in der Verbindung Stärke und Elasticität möglichst vorteilhaft vereinigt. Dass die Artikulationsflächen des Hüftbeins schief nach unten konvergieren, ist begreiflich: das Kreuzbein ist wie ein Keil von oben eingedrängt und wird wie in querer, so auch in vertikaler Richtung in seiner Lage erhalten. Dass das Kreuzbein an seiner Basis nach vorn breiter wird und nach hinten sich verschmälert, ist auch vorteilhaft, da bei einer entgegengesetzten Richtung der Gelenkflächen, d. h. bei einer nach vorn konvergierenden das Kreuzbein nach hinten und unten gleiten würde und in dieser Richtung nicht stark genug befestigt wäre; bei der Konvergenz nach hinten wird das Kreuzbein durch den nach vorne und unten gelagerten Schluss — nämlich durch die Äste der Scham- und Sitzbeine, welche wiederum durch eine Knorpelverschmelzung elastisch verbunden sind — eingeengt und in seiner Lage stark befestigt. Die schiefe konvergierende Gelenkfläche vergrössert die sie bedeckende elastische Knorpel-

schicht und vermindert somit die Erschütterungen und Stösse, die bei den Bewegungen der Extremitäten und des Körpers entstehen. Dessenungeachtet wird durch diese Gelenk-Bindegewebeverbindung die Stärke des Gewölbes, im Vergleich mit der Widerstandsfähigkeit eines vollständigen ungeteilten Knochengewölbes doch vermindert. Die Stärke des geteilten Gewölbes wird aber durch einen sich in seiner Richtung kreuzenden fibromuskulären Befestigungsapparat, der jederseits unter dem Gelenk gelagert ist, vergrössert. Dieser Apparat besteht: aus den Ligamenta tuberoso- et spinoso-sacra, aus den die Lig. spinoso-sacra bedeckenden Musc. ano-coccygei und den in die Lig. tuberoso-sacra übergehenden Sehnenfasern der Mm. bicipitis femoris. Je grösser die von oben wirkende Belastung ist, desto mehr werden die bezüglichen Muskeln durch die Spannung dieser Ligamente gereizt, desto stärker werden die Knochen des Gewölbes aneinander gedrängt und desto stärker das Kreuzbein eingezwängt. Der Schluss des Gewölbes, der dem seitlichen Ausweichen der Schenkel des Gewölbes entgegenwirkt, ist durch die Äste der Scham- und Sitzbeine gebildet und durch eine Knorpelsynchondrose in der Mitte verbunden. Diese Äste sind in architektonischer Hinsicht auch als Druck- und Zugkurven anzusehen, die die Schenkel des Gewölbes wie bei stehender vertikaler Belastung, so auch bei sitzender — auf die Sitzbeinknorren wirkender Belastung verbinden. Da das Gewölbe aus drei Teilen besteht, so kann der Schluss nur in der Mitte geteilt sein, und dies auf Grund desjenigen Satzes, laut dem der Schluss nie in einer Fläche mit dem Gewölbe geteilt sein könne; ist das Gewölbe in der Mitte geteilt, so muss der Schluss seitlich geteilt sein und umgekehrt, sonst wäre die Festigkeit des ganzen Baues vermindert, da die Teilungsstellen in eine Fläche fallen würden und daher keinen gehörigen Widerstand leisten könnten.

Durch diesen Satz erklärt sich auch die Lage der Nähte

des Schädels. Das Gewölbe muss wenigstens in zwei Stellen geteilt sein, denn, wenn es nur an einer Stelle geteilt wäre, so müsste die Teilungsstelle in der Mitte des Gewölbes gelagert sein, das heisst dort, wo die Belastung unmittelbar wirkt, und das wäre für den hier nötigen Widerstand nicht vorteilhaft. Da das Gewölbe seitlich geteilt ist, so muss folglich der Schluss in der Mitte geteilt sein, wo in Wirklichkeit die Schambeinsynchondrose gelagert ist und hier durch ihre Elasticität die Stösse und Erschütterungen mildert.

Weiter folgt aus den angeführten Untersuchungen, dass bei vertikaler Stellung des Menschen das Gewölbe senkrecht steht, wobei die Belastung des Oberkörpers auf die Mitte des Gewölbes wirkt, während die Schenkel diese Belastung auf die unteren Extremitäten übertragen; dieses findet sich besonders an den Becken 2, 3, 6, 7, 8; sie gehörten alle Leichnamen mit gut entwickelter Muskulatur an. Die Neigung des Beckengewölbes nach hinten oder nach vorne ist augenscheinlich im Zusammenhange mit der Entwickelung der Muskulatur der Bauchwände und der Strecker des Rückens; überhaupt ist diese Lage im nahen Verhältnisse mit dem Antagonismus der Muskeln des Hüftgelenkes und derjenigen der Wirbelsäule. Die Gleichgewichtslinie des Rumpfes muss bei normaler, senkrechter Haltung nicht hinter der Hüftachse herunterfallen, wie es H. Meyer[1]) meint, sondern die Hüftachse in ihrer Lage kreuzen. Bei gleichseitiger Senkung des hinteren Teiles des Beckens und der Mitte des Gewölbes, wird das Gleichgewicht auch nicht durch Bänderspannung hergestellt, sondern durch Muskelzug und namentlich durch den Zug des M. rectus femoris, dessen Sehne, analog dem langen Kopfe der Bicepssehne am Schultergelenk, über dem Hüftgelenk bogenförmig gelagert ist. Überhaupt ist es unmöglich im

[1]) L. c., pag. 204.

lebenden Organismus eine Gleichgewichtslage zuzulassen, welche durch Schwere und Bänderspannung hergestellt wäre. Die Elasticität des fibrösen Bindegewebes, aus welchem die Bänder bestehen, ist sehr gering; nach A. Rauber[1]) ist der Elasticitätskoëffizient der Sehnen 1 □mm Querschnitt = 166,93 kg, während derselbe Koëffizient der Arterienwände = 0,0726 kg ist. Bei einer so geringen Elasticität können die Bänder und die Gelenkkapseln leicht bis zur Grenze ihrer Spannungsfähigkeit gebracht werden und sich dann ausdehnen, wie stark und dick sie auch wären, was sich auch durch die Beobachtungen am Lebenden bestätigt. Bei einseitiger Lähmung der das Gelenk umgebenden Muskeln entwickeln sich falsche Luxationen mit Ausdehnung der Gelenkkapsel und Bänder. Ausserdem erweist sich: 1. dass die Exkursionen der Bewegungen am Leichname durch die Spannung der Gelenke gehemmt werden, die Exkursionen am Lebenden aber um 5—6° bis 40° und mehr kleiner als an der Leiche[2]) sind, folglich nur vom Muskelantagonismus gehemmt werden; 2. dass Bänder, welche ihrer Lage nach der Last oder den Bewegungen einen grösseren Widerstand leisten, immer unter Muskelwirkung funktionieren so z. B. die Bänder des Beckens — Lig. spinoso- et tubero-sacra, von welchen die ersteren von einer Muskelschicht bedeckt werden, die letzteren Fasern der Sehne des M. biceps femoris enthalten, das Lig. coraco-acromiale, dessen äusserer Rand Fasern der Sehne des M. coraco-brachialis enthält, das Lig. ilio-femorale, welches unter der Wirkung des M. rectus femoris steht u. s. w.; 3. dass auf Grund des Muskelantagonismus in unserem Organismus nicht die geringste Aufrechterhaltung der Teile und keine Bewegung möglich ist ohne die Wirkung und Thätigkeit der Muskeln; am Kadaver aber

---

1) L. c., pag. 62.

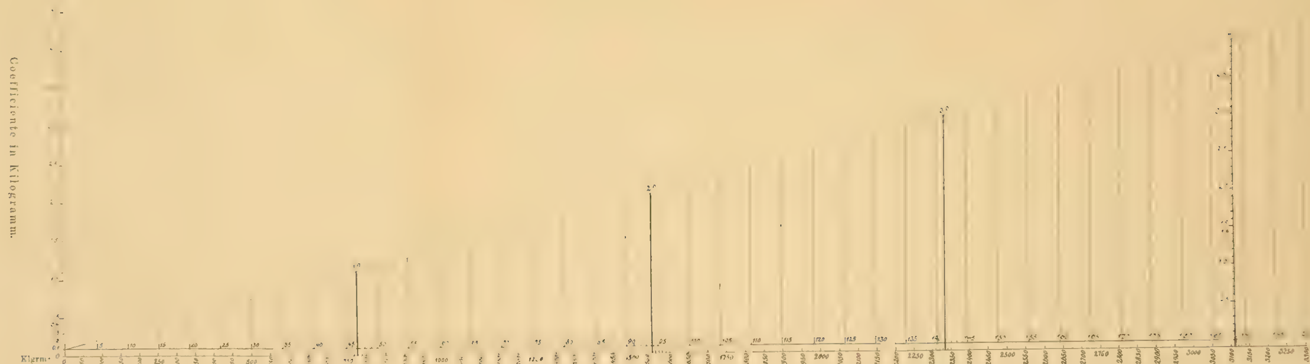
2) Siehe P. Lesshaft, Grundlagen der theoretischen Anatomie. I. Teil Leipzig. 1892. p. 179.

trotz der Erhaltung aller Bänder, weder die militärische, noch irgend eine andere Haltung der einzelnen Teile des Leichnams bewirkt werden kann. In der französischen Litteratur wird von E. Masse[1]) die ganz richtige Meinung ausgedrückt, dass „die Muskeln die aktiven Bänder der Gelenke sind.“ („Les muscles sont les ligaments actifs des articulations, ce sont eux qui les forment et les maintiennent. Ils jouent un rôle des plus importants dans la physiologie pathologique des articulations.“) Da der Widerstand des Beckengewölbes durch Muskelkraft hergestellt wird, so kann auch von einer Bewegung der Hüftbeine im Kreuz-Hüftbeingelenk durchaus nicht die Rede sein. Der von H. Meyer[2]) gemachte Versuch, die hier supponierte Beweglichkeit zu bestimmen, ist nur als Leichenerscheinung zu bezeichnen und kann bei einem Lebenden unmöglich zugelassen werden. Diesen Versuch beschreibt H. Meyer folgendermassen: „Ich habe nämlich die Femora eines rein präparierten Beckens, in zwei benachbarte Schraubstöcke eingeklemmt, dann durch die Foramina sacralia, zwischen dem ersten und zweiten Kreuzbeinwirbel einen Strick gezogen und an diesen ein Gewicht von etwa einem Zentner gehängt. Der Zug dieses Gewichtes an dem Kreuzbein bedingte an der Tuberositas beider Hüftbeine eine gegenseitige Näherung zweier vorher genau (durch Einschlagen feiner Drahtstückchen) bezeichneter Punkte um 1—2 mm. Geringfügig, wie diese Näherung ist, beweist sie doch hinlänglich die Richtigkeit der oben gegebenen Darstellung von der Art, wie sich das belastete Kreuzbein zu den Beckenbeinen verhält.“ Dieser Versuch bestätigt den oben angeführten Satz nur in Bezug auf Leichen, nicht aber auf Lebende. Beim Lebenden kann hier, ebenso wie bei der Schädelkapsel, durchaus keine Beweg-

---

[1]) De l'influence de l'attitude des membres sur leurs articulations. Paris 1880. pag. 5.

[2]) Statik und Mechanik u. s. w. pag. 280.



Genauigkeit bis 10 Kilogramm.

KGL. UNIVERSITÄTSDRUCKEREI VON H. STÜRTZ, WÜRZBURG.

VERLAG VON J. F. BERGMANN, WIESBADEN.

lichkeit zugelassen werden: je grösser die Belastung des Gewölbes ist, desto stärker kontrahieren sich die Mm. sacro-coccygei und die mit ihren Sehnen in die Lig. tuberoso-sacra übergehenden Muskeln. Die Schambeinsynchondrose wird auch von vorn und unten von sich kreuzenden Fasern bedeckt, welche den Sehnen der Mm. adductores longi, graciles, ischio-cavernosi und transversi urethrae[1]) angehören. Die Widerstandsfähigkeit wächst folglich proportionell der Belastung und namentlich der Funktion der sich reflektorisch kontrahierenden Muskeln, welche in die hier gelagerten Bänder und Verbindungen mit ihren Fasern und Sehnen eingeflochten sind, oder in sie übergehen. Wenn H. Meyer weiter meint, dass die Ligg. tuberoso-sacra und spinoso-sacra „durch ihre ganze Anordnung scheinbar vorzugsweise geeignet sind, ein Hinaufsteigen des Perinealteiles des Kreuzbeins zu verhindern und dadurch eine Hemmung für das Sinken des vorderen Teiles dieses Knochens gewähren", so kann diese Hemmung auch nur durch Muskelkraft und keineswegs nur durch Bänderspannung bewirkt werden und das aus den eben angeführten Gründen über die Qualität des fibrösen Bindegewebes, nämlich seiner geringen Elasticität.

Endlich erweist sich noch aus den angeführten Untersuchungen, dass eine frontale Sägefläche die bei vertikaler Stellung des Gewölbes durch die Mitte desselben dringt, durch folgende Teile geht: in der Mitte durch die vorderen Teile beider Gelenkfortsätze des fünften Lumbalwirbels, weiter durch die Basis des Kreuzbeins, so dass die Sägefläche den unteren Teil oder unteren Rand des Körpers der ersten falschen Kreuzwirbel streift; seitlich geht sie beiderseits durch die Kreuzhüftbeingelenke, die Hüftbeine und die Centra der Hüftgelenkpfannen; unten geht die Sägefläche in der Mitte des unteren Randes des Ligamentum

---

1) P. Lesshaft, Arch. f. Anat. v. Reichert u. Dubois-Reymond. 1873.

arcuatum pubis und durch die absteigenden Schambeinäste, gleich über der Verschmelzung dieser Äste mit den aufsteigenden Sitzbeinästen. Eine solche Lage der Sägefläche ergiebt sich auf Grund der Zusammenstellung der Flächen die beim Durchsägen der Becken des 2, 3, 6, 7, 8 Leichnams erhalten worden sind. Die Radien der Gewölbe und das Verhalten der Centra der Gewölbe zur Mitte der Linie, die die Mittelpunkte der Hüftgelenke verbindet, so wie die Radien der Gelenkpfannen sind folgende:

Tab. I.

Nr.	Radius des Gewölbes	Abstand d. Centr. d. Gewölbes v. d. Mitte der Hüftgelenkslinie	Radien der Gelenkpfannen	
			rechts	links
1	7,8— 8,9 cm	1,1 cm	2,5 cm	2,4 cm
2	8,6— 9,5 „	0,9 „	1,5 „	2,1 „
3	8,2— 9,3 „	1,1 „	2,7 „	2,7 „
4	9,1— 9,6 „	0,5 „	2,2 „	2,1 „
5	8,8—10,0 „	1,2 „	2,8 „	2,7 „
6	8,9— 9,3 „	0,4 „	2,5 „	2,4 „
7	8,0— 8,9 „	0,9 „	2,0 „	2,1 „
8	8,6— 9,4 „	0,8 „	2,3 „	2,2 „
9	8,8	0,0 „	1,3 „	1,9 „
10	8,8— 9,5 „	0,7 „	1,3 „	2,3 „

Auf Grund von Untersuchungen an zehn Leichnamen erweist sich, dass die Grösse des Radius des Gewölbes im Mittel = 8,56 cm ist (Maximum = 9,1 cm, Minimum = 7,8 cm). Das Centrum dieses Gewölbes liegt in einer Entfernung von 0,67 cm über der Mitte der Linie, die die Centra beider Gelenkpfannen verbindet; das Maximum dieser Entfernung ist 1,2 cm, das Minimum = 0,0. Der Radius der Gelenkpfannen der Hüftgelenke ist auf der Sägefläche rechts = 2,2 cm, links = 2,1 cm,

das Maximum dieser Radien ist rechts = 2,8 cm, links = 2,7 cm, während das Minimum rechts = 1,3 cm ist und links = 1,9 cm. Bei der Bestimmung der Neigung des Beckens und seiner normalen Lage werden wir noch auf die Lage des Schwerpunktes des Körpers und auf sein Verhältnis zur Mitte des Gewölbes zurückkommen.

Aus dem Gesagten folgt:

1. Das Becken ist ein elliptisches (öfter) oder sphärisches Gewölbe, welches aus drei Teilen besteht und durch einen komplizierten Schluss von unten befestigt ist. Die drei Teile des Gewölbes sind durch zwei Gelenke (Articulationes sacro-iliacae) verbunden, über und unter welchen jederseits zwei Bindegewebsverbindungen (Syndesmosis sacro-iliaca sup. et infer.) gelagert sind. Der Schluss wird in der Mitte durch eine Knorpelverwachsung (Synchondrosis pubis) ergänzt.

2. Das sphärische Gewölbe ist als eines der stärksten anzusehen, welche in der Architektur des tierischen Organismus vorkommen; durch die Gelenke, Bindegewebs- und Knorpelverwachsungen werden auch bei der grösstmöglichsten Stärke die Stösse und Erschütterungen vorteilhaft gemildert.

3. Bei normaler vertikaler Lage des Menschen ist das Gewölbe vertikal gestellt, auf seine Mitte wirkt die Belastung des Oberkörpers und mittelst seiner Schenkel wird diese Belastung auf die unteren Extremitäten übertragen. Bei sitzender Stellung wird diese Belastung auf die Sitzbeinhöcker übertragen.

4. Bei vertikaler Lage des Gewölbes dringt eine frontale Sägefläche durch folgende Teile: in der Mitte durch die vorderen Teile der Gelenkfortsätze des fünften Lumbalwirkels, durch die Basis des Kreuzbeins und den unteren Teil des Körpers des ersten falschen Kreuzwirbel; seitlich geht sie durch die Kreuz-Hüftbeingelenke, die Hüftbeine und die Centra der Hüftgelenk-

pfannen; unten streift die Sägefläche die Mitte des unteren Randes des Ligam. arcuatum pubis und die absteigenden Schambeinäste gleich über ihrer Verschmelzung mit den aufsteigenden Sitzbeinästen.

5. Die erweiterten Hüftbeinteile und der Körper des Kreuz- und Steissbeins sind als Wände der grossen und kleinen Beckenhöhle anzusehen, die dem Gewichte der Eingeweide und ihrem seitlichen und sagittalen Auseinanderweichen entgegenwirken.

II. Neigung des Beckens.

„Die Anatomen und Geburtshelfer, sagt E. Weber[1]), haben immer dem Becken eine zu geringe Neigung zugeschrieben, wozu die Vergleichung eines Beckens mit einem Gefässe Veranlassung gegeben hat. Weil man nämlich ein Gefäss in der Regel so aufstellt, dass sein Boden horizontal und seine Öffnung nach oben gekehrt ist, so hat man sich auch die Lage des Beckens so vorgestellt, als ob der muskulöse Boden des Beckens horizontal, der Knochenring und die Gefässwände vertikal standen. Dieser Vorstellung gemäss pflegt man einem Becken, das vor uns auf dem Tische steht, eine solche Lage zu geben, dass die Öffnung des Beckenringes aufwärts gekehrt ist und weil die Anatomen das Becken in dieser Lage und nicht in der, welche es am menschlichen Körper hat, beschrieben, so haben sich in die Handbücher derselben falsche Ausdrücke (horizontaler und absteigender Ast des Schambeins, aufsteigender Ast des Sitzbeins) eingeschlichen, welche auch noch beitragen, die unrichtige Vorstellung von der Lage des Beckens zu befestigen, so dass selbst alle Skelette und deren Abbildungen dieser irrigen Ansicht gemäss dargestellt wurden.“ Diese Meinung Ed. Webers

1) Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Göttingen. 1836. S. 123.

hat bis jetzt ihre vollständige Bedeutung, bis jetzt ist diese Lage des Beckens beim aufrechten Stehen noch nicht genau genug bestimmt und durch Kontrolluntersuchungen am Leichnam bestätigt. In den Hand- und Lehrbüchern wird gewöhnlich auf die Untersuchungen von Naegeli hingewiesen und der von ihm bestimmten Neigungswinkel angeführt.

Die Neigung des Beckens wird gewöhnlich durch den Winkel bestimmt, welchen der gerade Durchmesser des Beckeneingangs mit dem Horizonte bildet. Da dieser Durchmesser am Lebenden nicht bestimmt werden kann, so hat J. G. Röderer[1]) für die Bestimmung des Beckeneinganges diesen Durchmesser am Beckenausgange genommen; er hat diesen Durchmesser durch eine Linie bestimmt, die man von der Spitze des Steissbeins nach dem unteren Rande der Schamfuge zieht. Diese zwei Punkte lassen sich leicht beim Lebenden bestimmen. Bei aufrecht stehenden Weibern mass er die senkrechten Abstände dieser beiden Punkte vom horizontalen Fussboden mittelst eines Senkbleis, das er aus diesen Punkten auf den Boden herabfallen liess; aus ihrer Differenz erhielt er den Vertikalabstand beider Punkte von einander. F. C. Naegeli[2]) hat diese Messungen an 500 Weibern wiederholt und gefunden, dass die Steissbeinspitze bei aufrechter Stellung gewöhnlich höher liegt, als der untere Rand der Schamfuge und zwar im Mittel um 7—8 Linien (oder 15—16 mm); in 20 Fällen waren diese beiden Punkte auf einer und derselben Horizontalebene gelegen und in 26 Fällen lag die Steissbeinspitze (bis auf 20 mm) unter der Ebene des unteren Randes der Schamfuge. Aus diesen Messungen kann man aber noch nicht auf die wirkliche Lage des Beckens schliessen und seine Neigung bestimmen, da die Form und die Grösse des

1) Elem. artis obstetriciae. Ed. H. Wrisberg. 1766. pag. 2—5.

2) Über das weibliche Becken. Karlsruhe. 1825.

Kreuz- und Steissbeins sehr variiert. Um die Neigung des Beckens nach der Lage des geraden Durchmessers des Beckeneinganges zu bestimmen, benutzte Naegeli elf Leichname von Personen, bei denen die Lage der Steissbeinspitze und des unteren Randes der Schamfuge am Lebenden bestimmt war. Bei drei Becken fand Naegeli den Winkel der Eingangsneigung im Mittel = 59—60°, wobei der Winkel von 55—65° variierte. Den Winkel der unteren oder Ausgangsneigung bestimmte er im Mittel = 10—11°, er wächst bis 27° und nimmt bis 7° ab. Alle diese Untersuchungen sind nur an weiblichen Becken ausgeführt worden. Nach dieser Methode haben die Brüder Weber[1]) die Neigung des Beckens bei Männern bestimmt, aber sie haben nicht nur den Vertikalabstand der beiden angeführten Punkte gemessen, sondern auch ihren Horizontalabstand. Diesen Horizontalabstand beider Punkte erhielten sie auf die Weise, dass sie das Senkblei von jenen beiden Punkten gleichzeitig herabfallen liessen und, nachdem sie in Ruhe gebracht waren, ihre Entfernung von einander mit einem horizontal angelegten Massstabe bestimmten. Aus 15 Messungen erwies sich die Neigung des unteren geraden Durchmessers im Mittel = 15° 51′ (für den Winkel desselben mit der Vertikalen 106° 51′). An zwei durchsägten Becken gemessen betrug der Winkel, den der obere Durchmesser mit dem unteren bildete, 55° und 43° im Mittel = 49°, so dass der obere gerade Durchmesser bei Männern um 65° gegen den Fussboden, um 155° gegen die Längenlinie der Wirbelsäule geneigt ist. An sieben, teils macerierten, teils getrockneten Becken erwies sich der Neigungswinkel im Mittel = 63° 51′, wobei das Becken so aufgestellt wurde, dass das hintere Ende der Incisura acetabuli an der Pfanne zu unterst lag, so dass das Becken, wie Weber meint, diejenige Lage hatte, welche es ein-

1) L. c. Seite 125—127.

nahm, wenn der Mensch sich aufrecht stellte. H. Meyer[1]) meint, dass die gewöhnliche Bestimmung des Beckeneinganges wegen der Unregelmässigkeit und Unsicherheit in Bezug auf Lage und Gestalt des Promontoriums ungenügend ist, daher hat er eine geeignetere Linie angestellt, die von ihm so genannte Normal-Konjugata, welche von dem Einknickungspunkte des Kreuzbeines (der Mitte des dritten Kreuzbeinwirbels) ausgeht und ebenfalls an dem obersten Punkte der Symphysis ossium pubis endet. Nun aber weist H. Meyer selber nach (Seite 284), dass Veränderungen in Lage und Gestalt des Promontoriums im mechanischen Verhältnisse mit der Veränderung in Lage und Gestalt der Kreuzbeinknickung stehen. „In dem Neugeborenen, sagt H. Meyer (pag. 284), ist das Promontorium kaum angedeutet; die gerade Lendenwirbelsäule geht in einer sanften Wölbung, deren Höhepunkt, die vordere Fläche der Intervertebralscheibe zwischen dem fünften Lendenwirbel und dem ersten Kreuzwirbel ist, in das Kreuzbein über. Dieses selbst hat nur eine leichte Ausbiegung und der obere Teil desselben ist sehr steil gestellt. In dieser Gestalt erkennt man die oben aufgestellte Lendenkrümmung in weiterer Auffassung sehr leicht; ihr Höhepunkt ist das künftige Promontorium. Indem sich nun durch die Äquilibrirungsbestrebungen die Lendenkrümmung stärker ausbildet, muss, wie der obere Teil weiter nach rückwärts gelegt wird, so auch der untere Teil (das Kreuzbein) mehr hinabgedrückt werden, d. h. der erste Kreuzbeinwirbel muss mehr nach vornen und unten gedrängt werden und dadurch die Reihe der drei oberen Kreuzbeinwirbel eine geneigtere Lage (c. 15° gegen den Horizont) erhalten. Durch die Verbindung der genannten Kreuzbeinwirbel mit den Hüftbeinen und eine entsprechende, durch das Kreuzbein bedingte Entwickelung in diesen wird diese Lage eine bleibende. Wenn

---

[1]) Die Statik und Mechanik. L. c. Seite 295.

nun aber das Kreuzbein in dieser Lage festgestellt ist, so muss zwischen ihm und dem übrigen Teile der Lendenkrümmung die Einknickung besonders stark werden, und diese Einknickung zeigt sich dann als Promontorium. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird dadurch bestätigt, dass in manchen Fällen die beschriebene Umbildung nicht in entsprechender Weise zustande kommt und statt der schroffen Abknickung in dem Promontorium ein allmählicher gerundeter Übergang der Lendenwirbelsäule in das Kreuzbein gefunden wird, ähnlich wie bei dem Neugeborenen; — und für die Bedeutung des Kreuzbeines (pars pelvina) als eines unteren Teiles der Lendenkrümmung, sind hier namentlich die nicht seltenen Fälle interessant, in welchen der erste und zweite Kreuzbeinwirbel zusammen eine leichte Konvexität nach vornen bilden.“ Aus dem Angeführten ist zu sehen: erstens, in welchem Verhältnis das Promontorium und die Einknickung des Kreuzbeins zu einander stehen und zweitens, dass man ebensolche Unregelmässigkeiten und Unsicherheiten in Lage und Gestalt des Promontoriums antrifft, wie auch in der Mitte des dritten Kreuzbeinwirbels und dass folglich durchaus kein Grund vorliegt, dem Promontorium die Mitte des dritten Kreuzbeinwirbels vorzuziehen. Bei der Messung der Eingangskonjugata ist aber der Vorteil, dass hier eine Linie genommen wird, welche das Beckengewölbe nicht kreuzt, sondern mit diesem Gewölbe fast parallel gelagert ist. Weiter kommt H. Meyer zu folgenden Schlüssen:

1. Dass die Beckenneigung nicht eine absolute ist,
2. dass sie von der Beinstellung abhängig ist,
3. dass sie im allgemeinen im weiblichen Becken eine steilere ist, als im männlichen Becken.

Von einer absoluten Beckenneigung kann man nur bei einer absoluten Stellung reden und bei absolut normaler Körperentwickelung; bei den Untersuchungen am Kadaver kann nur von

der Stellung Rede sein, die der von W. Braune und O. Fischer[1]) beschriebenen „bequemen Haltung“ entspricht, da dem Leichnam keine Haltung gegeben werden kann, die Muskelspannung erfordert. Es ist ganz unbegreiflich, wie H. Meyer die Versuche angestellt hat, um den Einfluss der Adduktion und Rotation auf die Neigung des Beckens nachzuweissen, da er sagt (S. 297): „Eine jede Veränderung dieser Stellung, sei es durch Rotation nach innen oder nach aussen oder auch durch Adduktion oder Abduktion, muss eine Anspannung auf das Lig. ileo-femorale ausüben und dadurch eine steilere Stellung des Beckens hervorbringen. Am bedeutendsten wird dieses dann hervortreten, wenn Rotation und Abduktion (beziehungsweise Adduktion) sich miteinander verbinden, und unter dieser Bedingung kommen dann die steilsten Beckenstellungen zustande, welche bis 90° und 100° Konjugataneigung (oder 60—70° Neigung der Normal-Konjugata) ansteigen können.“ Der Umfang der Rotation ist nach Weber = 51°, der der Ab- und Adduktion = 90°. Nun ist aber im Hüftgelenk die Ab- und Adduktion, ebenso wie die Rotation nur bei Erschlaffung des Lig. ileo-femorale möglich. Die grösste Erschlaffung ist bei der Mittellage zwischen der maximalen Beugung und Streckung und die grösste Spannung bei maximaler Streckung, wobei jede andere Bewegung unmöglich ist. Die grössten Rotations- und Abduktionsbewegungen können nur bei gebeugtem Gelenke ausgeführt werden, was leicht an jedem Gelenke zu sehen ist. Ausserdem wird beim Lebenden die Ab- und Adduktion, so wie auch die Rotation durch die Kontraktion der Muskelantagonisten gehemmt, da am Leichnam der Umfang der Bewegungen immer grösser ist, als am Lebenden (Beugung und Streckung am Leichnam = 139°, am Lebenden = 115°, Maximum = 120°, Abduktion-Adduktion am Leichnam = 90°, am Lebenden = 70—75°; die Rotation am Kadaver = 51°, am

[1]) Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Leipzig 1889. Tab. V.

Lebenden = 45°). Wie, fragt sich, kann man bei einer Ab- oder Adduktion ebenso wie bei einer Rotation mit einem Umfange von 10°—20°—25°, eine solche Spannung des Lig. ileofemorale erzielen, dass die Beckenneigung um 10°—15° steiler wird, wenn solche Bewegungen nur bei Beugung möglich sind und namentlich bei Erschlaffung dieses Bandes? An jedem abpräparierten Hüftgelenk kann man sich von dem Gesagten überzeugen, am Präparate eines Hüftgelenkes, wo die Ligamente dargestellt sind, kann man sich überzeugen, dass die Abduktion durch Spannung des Lig. pubo-femorale, die Adduktion durch Spannung des Lig. ileo-trochantericum, die Rotation auch durch dieses Ligament in der Bewegung begrenzt werden, aber nur dann, wenn der Umfang dieser Bewegungen sein Maximum erreicht. Am Lebenden ist dieser Umfang geringer, als am Leichnam, folglich kann hier von einer Spannung durch die Ligamente keine Rede sein. Bei einer Ausgangsstellung muss die Beckenneigung immer eine bestimmte sein, welche individuell, je nach Entwickelung der Antagonisten mehr oder weniger variieren kann. Ebenso meint auch H. Meyer, dass das Lig. teres (S. 342—343) auch als Hemmungsband fungieren kann, während doch Untersuchungen mit von der Beckenhöhle aus trepanierten Gelenkpfannen bewiesen haben (Nelaton), dass dieses Band durchaus nicht als Hemmungsband angesehen werden kann, da es nicht allein bei Extension und Adduktion, sondern auch bei allen anderen Bewegungen nicht gespannt werden kann (Richet, Pitha u. s. w.), wenn nur die Kapsel unversehrt bleibt. Die an der Fovea capitis vorhandene Rinne kann nicht beweisführend sein, da diese Rinne auch in den Fällen existiert wo das Ligamentum nicht am Femurkopfe befestigt ist, wie das an dergleichen Präparaten zu sehen ist, die Rinne entsteht folglich nur durch Druck des Bandes. Die hier vorgenommenen Untersuchungen erwiesen aber, dass die Beckenneigung beim Manne steiler sein kann, als beim Weibe, was unbedingt von der Ent-

wickelung des Muskelantagonismus abhängt und durchaus nicht als Geschlechtsmerkmal erscheinen kann.

Die hier nach der oben angeführten Methode an zehn Becken unternommenen Bestimmungen der Beckenneigung haben Folgendes erwiesen:

Tab. II.

Nr.	Geschlecht	Neigungswinkel des Beckeneingangs	Neigungswinkel des Beckenausgangs	Neigungswinkel der Schamsynchondrose	Entfernung zw. d. Spitze d. Steissbeins u. d. Horizontalebene	Entfernung zw. d. Frontalebene der Senkbleie und d. Spina ant. sup. ilei et Tuberculi pubis
1	M.	74°	24°	37°	3,4 cm	+ 0,5 cm
2	M.	69°	26°	39°	5,0 „	+ 0,5 „
3	M.	82°	34°	31°	5,0 „	+ 1,7 „
4	M.	67°	18°	47°	4,0 „	— 5,0 „
5	W.	69°	30°	37°	5,7 „	+ 0,7 „
6	M.	80°	22°	37°	4,3 „	+ 1,7 „
7	M.	74°	18°	34°	3,6 „	+ 0,6 „
8	M.	69°	19°	38°	4,6 „	— 0,3 „
9	M.	56°	18°	45°	4,2 „	— 0,1 „
10	W.	74°	19°	35°	3,8 „	+ 0,3 „

Aus dieser Tabelle ersieht man, dass bei vertikaler Stellung des Leichnams die Neigung des Beckeneinganges im Mittel = 71° 24′ ist; das Maximum der Neigung ist = 82°, das Minimum = 56°, wobei der Neigungswinkel durch eine gerade Linie bestimmt wurde, welche von der Mitte des Promontoriums zur Mitte des oberen Randes der Schamsynchondrose und weiter bis zur Horizontalebene gezogen wurde. Die Linie wurde mit einem entsprechend grossem Lineal gezogen. Die Neigung des Beckenausgangs war im Mittel = 22° 48′, das Maximum war = 34°, das Minimum = 18°. Die Neigung wurde durch eine gerade Linie bestimmt, die von der Mitte der Steissbeinspitze zum Rande des Lig. arcuatum pubis und weiter bis zur Horizontalebene gezogen wurde. Der Neigungswinkel des Beckens war hier folglich im Mittel ebenso wie bei Nägeli am Normalbecken und wie bei Weber = 49° (71° — 22° = 49°). Der

Neigungswinkel der Schambeinsynchondrose wurde an durchsägten und an ganzen Becken bestimmt, im ersten Falle eine gerade Linie durch die Mitte der Synchondrose gezogen, welche durch den oberen und den unteren Rand der Synchondrose ging. Am ganzen Becken wurde eine Linie längs der inneren Wand der Synchondrose gezogen, in gleichem Abstande von ihrem oberen und unteren Rande. Die so in beiden Fällen erhaltenen Winkel waren gleich. Im Mittel war diese Neigung = 38°, das Maximum war = 45°, das Minimum = 31°. Die Entfernung der Steissbeinspitze von der Horizontalebene wurde in gerader vertikaler Richtung gemessen und betrug im Mittel 4,36 cm, das Maximum war = 5,7 cm und das Minimum = 3,4 cm. Alle diese Winkel und Entfernungen wurden auf Papier durch Auflegen der in der mittleren Sagittalfläche durchsägten Becken übertragen. Ausserdem wurde noch am ganzen Becken durch die beiden Schambeintuberculi, parallel der Frontalsenkbleiebene, mittels eines Bogens dicken Papiers eine Frontalfläche gelegt und die Entfernung dieser Fläche von der Spinae anter. super. ilei beiderseits gemessen. Es erwies sich, dass diese Spinae entweder diese Fläche tangieren oder weiter nach vorne von der Fläche gelagert sind (was in der Tabelle durch + bezeichnet ist) oder endlich nicht bis an diese Fläche reichen (was in der Tabelle durch — bezeichnet ist). Im Mittel ist diese Entfernung = 0,06 cm, die Spinae ilei waren im äussersten Falle = 1,7 cm von der Frontalfläche der Tuberculi pubis gelagert und standen im entgegengesetzten Falle — 5 cm von dieser Fläche rückwärts ab. Untersuchungen am Lebenden bestätigten vollständig dieses Verhältnis; hier kann man sich wirklich überzeugen, dass in der Mehrzahl der Fälle die Tub. pub. und die Sp. ant. sup. ilei fast in einer Frontalfläche gelagert sind und dass die Spinae je nach der Beteiligung der Muskeln und ihrer Entwickelung vor dieser Fläche sich lagern oder nicht bis an diese Fläche reichen. Beim Auflegen des durchsägten Beckens

auf die konstruierte Beckenneigung (Fig. 6, 7, 8) konnten die gemachten Messungen dieser Entfernungen kontrolliert werden;

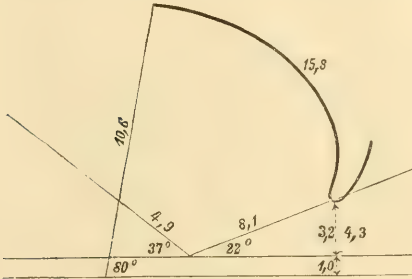


Fig. 6.

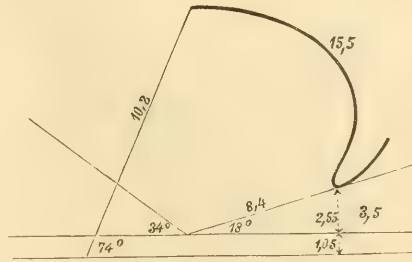


Fig. 7.

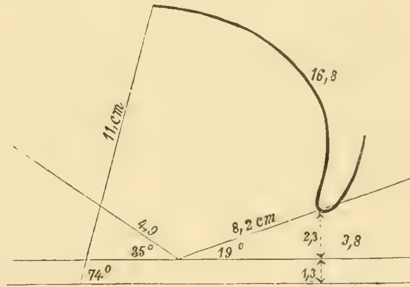


Fig. 8.

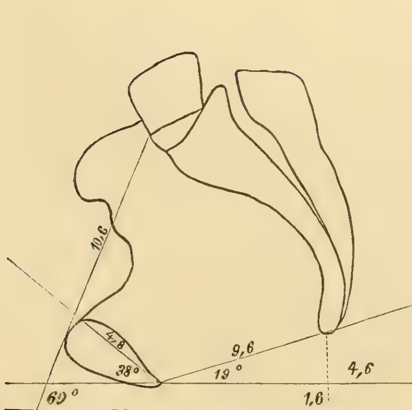


Fig. 9.

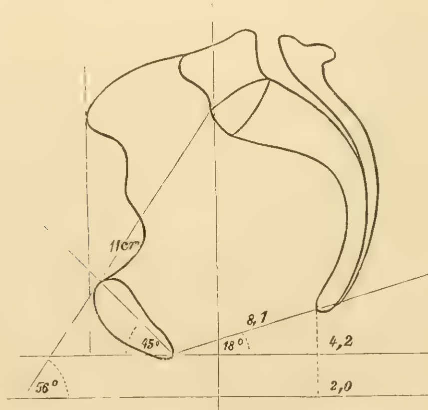


Fig. 10.

die erhaltenen Resultate bestätigten bis auf 1 oder 2 mm die Richtigkeit der ersten Messungen wie das aus den Figuren der

Becken VIII und IX (Fig. 9 u. 10) zu ersehen ist. Ausserdem wurden noch folgende Messungen gemacht:

Tab. III.

Nr.	Geschlecht	Conjugata des Eingangs	Querdurchmesser des Eingangs	Conjugata des Ausgangs	Querdurchmesser d. Ausgangs	Entfernung zw. d. beiden Spin. ant. sup. ilei	Länge d. Synchondrosis pubis	Länge des Kreuz- u. Steissbeines	Entfernung zw. d. Centren d. Hüftbeinpfannen	Höhe d. Seitenwand d. Beckenhöhle
		cm		cm	cm	cm	cm	cm	cm	cm
1	M.	10,4	9,1 cm Max. 11,5 „	8,2	8,3	21,2	5,0	15,4	15,4	10,5
2	M.	10,3	10,1 „ „ 12,6 „	8,4	8,7	24,3	4,7	15,0	17,1	10,3
3	M.	10,0	9,8 „ „ 12,5 „	8,2	8,7	22,0	5,2	14,6	16,0	10,5
4	M.	11,0	11,8 „ „ 13,7 „	9,0	9,1	25,0	5,3	16,1	18,2	11,2
5	W.	12,6	12,3 „ „ 14,0 „	9,3	12,3	24,0	4,8	15,1	17,5	10,3
6	M.	10,6	11,6 „ „ 12,8 „	8,1	9,0	23,0	4,6	15,8	17,8	9,8
7	M.	10,2	10,6 „ „ 12,2 „	8,9	8,5	22,2	4,6	15,5	16,0	9,5
8	M.	10,6	10,3 „ „ 11,6 „	6,6	9,7	22,8	4,8	14,9	17,1	10,4
9	M.	11,0	9,8 „ „ 12,3 „	8,4	8,5	20,5	5,0	13,5	17,5	10,4
10	W.	11,0	11,5 „ „ 13,4 „	8,8	12,0	21,2	4,5	16,8	17,1	9,3
Mittelzahlen		10,77	10,69 cm Max. 12,6 „	8,39	9,48	22,6	4,8	15,27	16,97	10,2

Die Konjugata des Beckeneingangs ist zwischen der Mitte des Promontoriums und der Mitte des oberen Randes der Schambeinsynchondrose gemessen worden. Da zwischen den einzelnen Teilen des Beckens Knorpel- und Bindegewebsschichten gelagert sind, so können diese Messungen nur an frischen Präparaten vorgenommen werden; es können dazu weder in Gips, noch auf irgend eine andere Art getrocknete

Präparate gebraucht werden, da bei allen getrockneten Präparaten die eingelagerten Schichten schrumpfen und daher die so erhaltenen Zahlen ihre Bedeutung verlieren. Im Mittel erwies sich die Länge der Conjugata = 10,77 cm, im Maximum = 12,6 cm, im Minimum = 10 cm. Von den Querdiametern ist der kürzere, derjenige, welcher sich zwischen der Mitte der Eminentia ileo-pectinae der einen und der anderen Seite befindet, und derjenige der längere, der dem grössten Abstande des Beckeneinganges entspricht. Der erste Diameter war im Mittel = 10,69 cm, Maximum = 12,3 cm, Minimum = 9,1 cm; der längere Diameter war im Mittel = 12,6 cm, Maximum = 14,0 cm, Minimum = 11,5 cm. Alle Masse wurden mit einem Metalllineal, das in Centimeter und Millimeter geteilt war, bestimmt. Die Conjugata des Ausganges wurde zwischen der Spitze des Steissbeines und der Mitte der Lig. arcuatum pubis bestimmt; im Mittel war dieser Abstand = 8,39 cm, Maximum = 9,3 cm, Minimum = 6,6 cm. Der Querdurchmesser des Beckenausganges wurde zwischen der Mitte des inneren Randes der Sitzbeinknorren beider Seiten gemessen, im Mittel war er = 9,48 cm, Maximum = 12,3 cm, Minimum = 8,3 cm. Der Abstand zwischen den Spin. ant. sup. ilei beider Seiten war im Mittel = 22,6 cm, Maximum = 25 cm, Minimum = 20,5 cm. Die Länge der Schambeinsynchondrose, längs der Mitte und der inneren Fläche gemessen, war im Mittel = 4,8 cm, Maximum = 5,3 cm, Minimum = 4,5 cm. Die Länge des Kreuz- und Steissbeins wurde mit einem Stahlmass längs der vorderen Fläche gemessen und betrug im Mittel = 15,27 cm, im Maximum = 16,8 cm, im Minimum = 13,5 cm. Der Abstand zwischen den Centren der Gelenkpfannen wurde an den Abdrücken der frontal durchsägten Becken gemessen, er betrug im Mittel = 16,97 cm, Maximum = 18,2 cm, Minimum = 15,4 cm. Die Höhe der Seitenwand der Beckenhöhle wurde von der Mitte des inneren Randes des Sitzbeiuknorrens vertikal nach oben bis

zur Linea ileo-pectinea gemessen, im Mittel war diese Höhe = 10,2 cm, Maximum = 11,2 cm, Minimum = 9,3 cm.

Nach den Untersuchungen von W. Braune und O. Fischer liegt der Gesamtschwerpunkt des menschlichen Körpers bei der bequemen Stellung bei genau symmetrischer Lage beider Seiten 7,3 cm höher, als der Mittelpunkt der Hüftgelenke und 0,8 cm rückwärts von diesem Punkte. Aus den angeführten Untersuchungen erweist sich, dass die Mitte des Beckengewölbes 8,56 cm (im Mittel der Radius dieses Gewölbes) + 0,76 cm (die mittlere Entfernung des Centrums des Gewölbes von der Mitte der die beiden Hüftgelenke verbindenden Linie), also 9,32 cm über der Mitte der Linie liegt, die die Hüftgelenksmittelpunkte mit einander verbindet. Daraus folgt, dass der Schwerpunkt des Körpers ungefähr unter der Mitte des Beckengewölbes gelagert ist. Da die Lage der Schwerpunkte eine individuell sehr verschiedene sein muss je nach der Entwickelung der unteren Extremitäten, des Oberkörpers, der Entwickelung der Bauchwände und der mehr oder weniger grossen Vorlagerung der Baucheingeweide u. s. w. kann man also sagen, dass der Schwerpunkt des Körpers ungefähr unter der Mitte des Gewölbes gelagert ist und von hier je nach der Spannung der Muskelantagonisten und dem Verhältnisse des Oberkörpers zum Unterkörper höher oder niedriger, vorwärts oder rückwärts rücken kann, obgleich es schwer begreiflich ist, wie eine gespannte Stellung (die sogenannte Normalstellung von W. Braune und O. Fischer) und eine schlaffe Stellung (die bequeme Haltung) eine so grosse Lageveränderung des Gesamtschwerpunktes, bei ein und derselben Person bedingen kann, dass er im ersten Falle 4,5 (4,7) cm, im zweiten — 7,3 cm über der Verbindungslinie der Hüftgelenksmittelpunkte gelagert ist; doch darüber werde ich an einer anderen Stelle genauer reden, wenn die bezüglichen Untersuchungen zu Ende geführt sein werden.

Aus allen den angeführten Untersuchungen kann man folgende Schlüsse ziehen:

1. Der Neigungswinkel des Beckeneingangs ist grösser, als es gewöhnlich nach Naegeli angenommen wird; dieser Winkel kann nur im Verhältnis zu einer bestimmten Stellung gemessen werden und durchaus nicht ohne jedes Verhältnis zu einer solchen Stellung.

2. Am Leichnam kann durch Befestigung am Kopfende die geeignetste Stellung erlangt werden, eine Stellung, welche der sogenannten bequemen Stellung von W. Braune und O. Fischer entspricht, wobei die Senkbleie beiderseits in einer Frontalebene fallen, welche von dem äusseren Ohre, der Mitte des Akromialfortsatzes, der Spitze des Trochanter major und um $^{3}/_{4}$ oder 1″ vor der Spitze des Malleolus externus durchgeht.

3. In dieser Haltung ist der Winkel der Beckeneingangsneigung im Mittel = 71° 24′ und der Winkel der Ausgangsneigung im Mittel = 22° 48′, so dass die mittlere Beckenneigung = 49° ist. Bei dieser Beckenneigung ist das Beckengewölbe fast vertikal gestellt, so dass seine Schenkel der Mitte der beiden Hüftgelenke entsprechen und seine Mitte mit der Mitte des Körpers des ersten falschen Kreuzwirbels zusammenfällt.

4. Bei dieser Haltung des Beckens lagern sich die beiden Spinae ant. sup. ilei fast in einer Frontalfläche mit den Schambeinhöckern beider Seiten. Die Spitze des Steissbeins liegt über der Ebene des unteren Randes der Schambeinsynchondrose.

5. In einem normal gebauten Körper bei vollständiger Harmonie des Muskelantagonismus muss bei vertikaler Stellung eine absolute Beckenneigung sein, die bei Weibern wohl im allgemeinen nicht steiler ist als bei Männern und sich bei der Ab- und Adduktion im Hüftgelenk, ebenso wie bei der Rotation nur daher ändern kann, weil diese Bewegungen nur bei Beugung im Hüftgelenk ausgeführt werden können.

6. Von einer bestimmten Lage des Schwerpunktes des menschlichen Körpers kann nur in ideal-normalen Verhältnissen, bei einer bestimmten Haltung und Lagerung des ganzen Körpers und seiner einzelnen Teile und bei normalem Verhältnis der Muskelantagonisten die Rede sein.

III. Die Widerstandsfähigkeit des Beckens.

Wenn aus den Untersuchungen über den Bau des Beckens sich ergiebt, dass es hauptsächlich ein sphärisches oder elliptisches Gewölbe vorstellt, so kann die Widerstandsfähigkeit dieses Baues genau bestimmt und durch das Experiment kontrolliert werden.

Fig. 11.

Zugegeben, dass die bei der Belastung wirkende Kraft P so gerichtet ist, dass sie auf die Mitte des Gewölbes (Fig. 11) wirkt. Den Winkel, den die Richtung dieser Kraft mit der Richtung der Widerstandsflächen beider Seitenteile des Gewölbes bildet, kann man durch φ bezeichnen. Wenn hierbei $\angle POM = \angle POS$ ist, so erweist sich, dass $\angle MOS = 2\varphi$ ist.

Die Kraft P kann in zwei konstituierende Kräfte zerlegt werden, die zu den Kontaktflächen MN und RS rechtwinkelig sind. Diese konstituierenden Kräfte sind nach der Voraussetzung einander gleich. Jede dieser konstituierenden Kräfte kann wieder in zwei andere zerlegt werden: eine, die in der Richtung

der Fläche MN wirkt und eine andere, welche zur ersten perpendikulär ist. Die erste ist die Schubkraft, welche durch die hier existierenden Verbindungen der einzelnen Teile getilgt wird; die zweite ist die Druckkraft, die auf die Schnittfläche AB des Widerstandsbalkens wirkt und die hier zu bestimmen ist. Das ist die Kraft Q.

Das Verhältnis der Kräfte P und Q ist folgendes:

Aus dem $\triangle$ PP_1X ergiebt sich:

$$\frac{P_1X}{PP_1} = \frac{sin\,\alpha}{sin\,\beta};\ \text{folglich}\ P_1X = \frac{PP_1\,.\,sin\,\alpha}{sin\,\beta} = P\,.\,\frac{sin\,\alpha}{sin\,\beta}\ (1)$$

Das hier untersuchte Dreieck ist ein gleichschenkliges. Der Winkel bei P ist $=$ dem Winkel bei $P_1 = \alpha$, folglich ist $\beta = 180^0 - 2\,\alpha$, $sin\,\beta = sin\,(180^0 - 2\,\alpha) = sin\,2\,\alpha = 2\,sin\,\alpha\,.\,cos\,\alpha$.

Setzen wir dieses in das in (1) Erhaltene ein, so erhalten wir:

$$P_1X = P\,.\,\frac{sin\,\alpha}{2\,sin\,\alpha\,.\,cos\,\alpha} = \frac{P}{2\,cos\,\alpha}$$

Aus $\triangle$ OP_1G (rechtwinklig bei G) folgt, dass $\alpha = 90^0\ \varphi$ $cos\,\alpha = cos\,(90^0 - \varphi) = sin\,\varphi$

$$\text{folglich}\ P_1X = \frac{P}{2\,cos\,\alpha} = \frac{P}{2\,sin\,\varphi}\ (2)$$

Weiter aus $\triangle$ GX_1Q (rechtwinklig bei X_1) $GX_1 = GQ\,.\,sin\,X_1QG$ (die Kathete ist gleich der Hypothenuse mal Sinus des gegenüberliegenden Winkels).

Winkel $X_1QG = \varphi$ (da die Seiten parallel sind) folglich $GX_1 = GQ\,.\,sin\,\varphi = Q\,sin\,\varphi$.

GX_1 aber ist die in der Richtung P_1X wirkende Kraft.

$$P_1X = Q\,sin\,\varphi = \frac{P}{2\,sin\,\varphi}$$

$$Q\,sin\,\varphi = \frac{P}{2\,sin\,\varphi};\ P = 2\,sin^2\,\varphi\,.\,Q = 2\,Q\,.\,sin^2\,\varphi.$$

Wenn der Winkel φ bestimmt ist, so kann man aus Q auch P_1 bestimmen.

Den Koeffizient der Druckfestigkeit des Knochens nehmen wir = 2 kg auf 1 □ mm an, und die Schnittfläche des Widerstandsbalkens des gegebenen Beckens ist = 1139 □ mm, dann wird die Kraft $Q = 1139 \,.\, 2 = 2278$ kg sein. Der Winkel φ ist $= 30^0$; folglich erhalten wir nach der Formel $P = 2\,Q \,.\, sin^2 \varphi$:

$$P = 2 \,.\, 2278 \left(\tfrac{1}{4}\right)^2 \text{ (da } sin\,\varphi = \tfrac{1}{2}\text{)}$$

$$lg\ 2 = 0{,}3010300$$

$$lg\ 2278 = 3{,}3575537$$

$$lg\ sin^2\ \varphi = 9{,}3979400 = 2\ lg\ sin\ 30^0$$

$$lg\ P = 3{,}0565237 \quad P = 1139 \text{ kg.}$$

Als Mittel einer Reihe von Bestimmungen der Schnittfläche des Widerstandsbalkens (1985 + 1509 + 1656 + 1873 + 1139 + 1168 □ mm = $\frac{9330}{6}$) ist diese = 1555 □ mm, so dass nach der angeführten Formel $P = 2\,Q \,.\, sin^2 \varphi$ der Druckfestigkeitskoeffizient des Knochens = 2 kg auf 1 □ mm Schnittfläche ist, die mittlere Widerstandsfähigkeit des Beckens ist 1555 kg (= 93,3 Pud).

Die so berechnete Widerstandskraft des Beckengewölbes ist an einer Reihe von Becken kontrolliert worden. Die Kontrollversuche sind im mechanischen Laboratorium des Institutes der Ingenieure für Wasser- und Wegekommunikationen unter Leitung und Aufsicht von Prof. N. Belelubsky ausgeführt worden. Die Bestimmungen der Widerstandskraft wurden mit der Werderschen Maschine vorgenommen, die hier zur Bestimmung des Zug- und Druckwiderstandes der Baumaterialien benutzt wird. Eine kurze Beschreibung dieser Maschine findet sich bei O. Messerer[1]), so dass ich hier auf diese Beschreibung nicht eingehen werde. Die Kraft wird bei dieser Maschine durch eine hydraulische Presse hervorgebracht und vermittelst einer Hebelwage gemessen, die genau kontrolliert werden kann. Der zur Prüfung bestimmte Körper wird bei Bestimmung seiner Zug-

[1]) Über Elasticität und Festigkeit des menschlichen Knochen. Stuttgart. 1880. pag. 6.

festigkeit zwischen einem Querstück und der senkrechten Wand des Presscylinders eingestellt, so dass das Gleichgewichtscentrum dieses Körpers in der Weise gelagert ist, dass es genau der Mitte des Querstücks und der senkrechten Wand des Presscylinders entspricht. Die Maschine arbeitet mit grosser Genauigkeit und ist augenblicklich, so viel mir bekannt ist, der einzig anwendbare Apparat, um bezügliche Kontrollversuche an solchen Gerüsten, wie das Becken und der Schädel, am vorteilhaftesten auszuführen. Bei der Bestimmung der Widerstandskraft des Beckens ist die Einstellung dieses Gerüstes zwischen den Pressteilen der Maschine von grosser Wichtigkeit; das Becken muss so eingestellt werden, dass die Druckkraft gerade auf die Mitte des Gewölbes wirkt und dass die Schenkel des Gewölbes zur Mitte symmetrisch gelagert sind und der senkrechten Wand des Presscylinders parallel gelagert sind. Zu diesem Zwecke werden an dem zur Untersuchung bestimmten Becken die Ossa ilei schräg, unter einem Winkel von 30° zur Horizontalfläche abgesägt. Durch die Mitte des letzten Lendenwirbels und die beiden Sitzbeinknorren werden parallele horizontale Sägeschnitte geführt, die die Richtung des Beckengewölbes unter geradem Winkel treffen. Das Becken muss so eingestellt sein, dass es während der Thätigkeit der Maschine seine Lage nicht verändert und dass es sich zwischen den drückenden Wänden nicht irgend wie verschieben oder wenden kann.

Bei regelrecht eingestellten Becken, wo also die Druckkraft ganz wie bei der Belastung des vertikal stehenden Körpers wirkt, geht der Bruch der Knochen meist durch die Mitte des Acetabulum oder gleich über der Gelenkpfanne, zwischen ihr und der Spina anterior inferior ilei, nach innen zur Incisura ischiadica major, durch den Körper des Darm- und teilweise auch des Sitzbeins der einen und der anderen Seite. Die Resultate der Untersuchungen waren folgende:

1. Männliches Becken eines 28jährigen, gestorben an Pneumonia chronica; das Becken zerbarst unter einem Druck von 1179,16 kg ($70^3/_4$ Pud); die Schnittfläche des Widerstandsbalkens erwies sich 1985 □mm. Der Druckfestigkeitskoeffizient des Knochens ist folglich = 1,18 kg auf jeden □mm Schnittfläche. Der Riss ging beiderseits von der Eminentia ileo-pectinea zur Mitte der Incisura ischiadica major, ausserdem war auch die Schambeinsynchondrose der Länge nach gespalten.

2. Weibliches Becken einer 52jährigen Bettlerin, Muskulatur sehr schwach entwickelt, gestorben an Pneumonia chronica. Das Becken zerbarst unter einem Druck von 500 kg. (30 Pud); die Schnittfläche des Widerstandsbalkens war = 1509 □mm. Der Druckfestigkeitskoeffizient des Knochens ist also = 0,66 kg auf 1 □mm Schnittfläche. Der Riss verlief rechts 11 mm von der Eminentia ileo-pectinea nach aussen zur Incisura ischiadica major; links trat noch ein Bruch des Kreuzbeins in der Richtung der Foramina sacralia antica, nach unten bis zum 4. Kreuzwirbel und nach oben bis 6 mm unter dem Promontorium ein.

3. Männliches Becken eines 32jährigen Individuums, gestorben an Pneumonia chronica, war früher gut entwickelt und nur in Folge der Krankheit geschwächt. Das Becken zerbarst unter einem Druck von 1333,3 kg (80 Pud); die Schnittfläche der Widerstandsbalken ist = 1656 □mm, der Druckfestigkeitskoeffizient also = 1,61 kg auf 1 □mm Schnittfläche. Der Riss verlief beiderseits 2 cm nach aussen von der Eminentia ileo-pectinea zur Incisura ischiadica major, wo sie 2,1 cm unter der höchsten Stelle dieser Incisura endete.

4. Männliches Becken eines 38jährigen Individuums mit gut entwickelter Muskulatur, gestorben an Typhus abdominalis. Dasselbe zerbarst unter einem Druck von 1000 kg (60 Pud); die Schnittfläche des Widerstandsbalken war = 1873 □mm, der Druckfestigkeitskoëffizient des Knochens also = 1,06 kg auf 1 □mm Schnittfläche. Die Zerstörung beschränkte sich auf die

Art. sacro-iliaca beider Seiten, so dass der hier erhaltene Koëffizient nicht für berechtigt zu halten ist, da er sich auf das Gelenk bezieht. Die obere Druckfläche des Beckens war nicht genau perpendikulär zur Richtung des Gewölbes, sondern neigte sich etwas nach vorn, der Druck war daher mehr auf das Kreuzbein gerichtet, welches nach Zerstörung der Gelenke nach hinten ausglitt. Bei regelrechtem Drucke würde dieses Becken bestimmt eine grosse Last tragen können.

5. Männliches Becken eines 36jährigen Individuums mit gut entwickelter Muskulatur, gestorben an Pleuritis exsudativa. Das Becken zerbarst unter einem Drucke von 1331,7 kg (79,9 Pud); die Schnittfläche des Widerstandsbalken war = 1139 □mm, der Druckfestigkeitskoëffizient des Knochens = 2,3 kg, auf 1 □mm Schnittfläche. Der Riss ging von der Eminentia ileo-pectinea, zur Incisura ischiadica major; links begann der Knochenbruch 6 mm von der Eminentia entfernt.

6. Weibliches Becken eines 66jährigen Individuums, Muskulatur sehr schwach entwickelt, gestorben an einer Nephritis. Das Becken barst unter einem Druck von 610,0 kg (36,6 Pud). Die Schnittfläche des Widerstandsbalken war = 1168,5 □mm, der Druckfestigkeitskoëffizient des Knochens ist also = 1,04 kg auf 1 □mm Schnittfläche. Der Riss ging rechts von der Eminentia ileo-pectinea zur Incisura ischiadica major und namentlich zur Basis der Spina ischii; links durch das Darmbein vertikal 1,6 cm von der Art. sacro-iliaca auswärts.

7. Männliches Becken eines 32jährigen Reserveunteroffiziers mit stark entwickelter Muskulatur; das Körpergewicht war = 56,25 kg (3 Pud. 15 Pf.); Tod infolge von Brandwunden, so dass er nur 2 Tage krank war. Das Becken zerbarst unter einem Druck von 1933,3 kg (116 Pud), der Druckfestigkeitskoëffizient des Knochens ist = 2,5 kg auf 1 □mm Schnittfläche, wenn diese Fläche des Widerstandsbalken als Mittelzahl = 1555 □mm angenommen wird, da diese Fläche an diesem Becken

nicht bestimmt wurde. Der Bruch ging durch die Basis des Kreuzbeins, zwischen dem Körper und den Bogen des ersten Sacralwirbels, und gleich über dem hintern Teil des Sitzknorrens. Hier war auch die Druckfläche des Beckens nicht ganz perpendikulär zur Richtung des Gewölbes, sie neigte sich am letzten Lumbalwirbel etwas nach vorne.

8. Männliches Becken eines 29jährigen Individuums, das Gewicht der Leiche war = 39,5 kg (2 Pud 15 Pf.); die Muskulatur war früher gut entwickelt, nur durch ein chronisches Leiden abgezehrt; Tod infolge von Pneumonia chronica. Das Becken zerbarst unter einem Drucke von 1333,3 kg (80 Pud); der Druckfestigkeitskoëffizient des Knochens bei 1555 □ mm Widerstandsfläche, ist = 1,7 kg auf 1 □ mm. Der Riss verlief von der Eminentia ileo-pectinea zur Incisura ischiadica major, 1,8 cm unter dem höchsten Punkt dieser Incisura.

9. Männliches Becken eines 38jährigen Individuums, durch ein chronisches Leiden abgezehrt, früher gut entwickelte Muskulatur; gestorben an Pneumonia chronica. Das Becken zerbarst unter einem Drucke von 1333,3 kg (80 Pud). Der Druckfestigkeitskoëffizient des Knochens, bei 1555 □ mm Widerstandsfläche, ist = 1,7 kg auf 1 □ mm. Die Zerstörung beschränkte sich auf die Eminentia ileo-pectinea und drang zur Incisura ischiadica major vor.

10. Männliches Becken eines 26jährigen Individuums, Muskulatur war augenscheinlich gut entwickelt, aber durch chronisches Leiden geschwächt, gestorben an Pneumonia chronica. Das Becken zerbarst unter einem Druck von 1000 kg (60 Pud). Der Druckfestigkeitskoeffizient des Knochens, bei 1555 □ mm Widerstandsfläche, ist = 1,28 kg auf 1 □ mm. Der Riss ging von der Eminentia ileo-pectinea zum hinabsteigenden Sitzbeinaste.

11. Männliches Becken eines 34jährigen Arbeiters mit stark entwickelter Muskulatur, gestorben an Pneumonia cruposa. Das Becken zerbarst unter einem Druck von 2338,3 kg (140,3 Pud).

Der Druckfestigkeitskoëffizient, bei 1555 □mm Widerstandsfläche, ist = 3,007 kg auf 1 □mm. Der Riss verlief zwischen der Eminentia ileo-pectinea und der Spina ant. inf. ilei zur Incisura ischiadica major.

12. Weibliches Becken eines 28 jährigen Individuums, mit gut entwickelter Muskulatur, gestorben an Typhus abdominalis. Das Becken barst unter einem Druck von 1160 kg (69,6 Pud). Der Druckfestigkeitskoëffizient des Knochens, bei 1555 □mm Widerstandsfläche, ist folglich = 1,49 kg auf 1 □mm. Ein Bruch erwies sich rechts am unteren Teile des Kreuzbeins und in den Darm-Kreuzbeingelenken.

Aus allen diesen Festigkeitsbestimmungen, die an 12 Becken (8 männlichen und 4 weiblichen) vorgenommen wurden, folgt:

1. Dass die mittlere Widerstandsfähigkeit des Beckens = = 1254,36 kg ist (ungefähr 75 Pud); das Minimum der Widerstandskraft war 500 kg (30 Pud), das Maximum = 2338,3 kg (140,3 Pud).

2. Die Widerstandsfläche ist im Mittel = 1555 □mm, Maximum = 1985 □mm, Minimum = 1139 □mm.

3. Der Druckfestigkeitskoeffizient des Knochens ist im Mittel = 1,627 kg auf 1 □mm Schnittfläche, er steigt bis zu 3,007 und fällt bis zu 0,66 kg auf 1 □mm.

4. Die Widerstandsfähigkeit des Beckens und der Druckfestigkeitskoeffizient des Knochens sind um so grösser, je stärker die Muskulatur des gegebenen Individuums entwickelt ist, sie stehen im geraden Verhältnis zu einander.

5. Die Bestimmung des Druckwiderstandes des Beckens wurde in einer Lage vorgenommen, die der Lage dieses Teiles bei vertikaler Stellung des Menschen entspricht. Die Zerstörung des Beckens geht grösstenteils in der Gegend der Gelenkpfannen vor sich (in 8 Fällen von 12); nur bei ungenauer Führung der

Sägefläche werden die Darmkreuzbeingelenke (2 Fälle) oder das Kreuzbein oder die Aeste des Scham- und Sitzbeins zerstört.

Auf die Frage ob das Becken beim Geburtsakt irgend welche Beweglichkeit oder Erweiterung der Beckenhöhle zulasse, kann mit Berücksichtigung des Baues nur eine Antwort erfolgen. Das Becken lässt beim Lebenden gesunden Menschen durchaus keine Beweglichkeit und Erweiterung seiner Höhle zu, da alle Verbindungsteile zwischen den einzelnen Knochen des Beckens so konstruiert sind, dass je grösser die Druck- und Zugkraft ist, welche auf die einzelnen Teile dieses Gürtels wirkt, ein um so grösserer Widerstand erzeugt wird. Dieser Widerstand wächst mit der Spannung der Bänder, die diese Verbindungsstelle umgeben und die alle unter dem Einflusse von Muskeln stehen. Jede hier vorkommende Beweglichkeit oder Erweiterung wäre für die Geburtsarbeit sehr unvorteilhaft, da sie mit einer Verminderung der Widerstandskraft verbunden ist. Dieser Widerstand der Beckenwände dient aber auch als Stütze für die Bauchpresse[1]); von diesen Knochen nehmen ihren Anfang oder an dieselben heften sich an: alle Muskeln des Dammes, der hinteren, lateralen und vorderen Bauchwände, die für den Geburtsakt eine so grosse Bedeutung haben. Sie werden desto schwächer wirken, je schwächer ihre Stütze ist und umgekehrt. Je stärker also die Beckenknochen aneinander gepresst sind, je unbeweglicher sie sind, desto grössere Kraft können alle Teile der Bauchpresse entwickeln, desto grösseren Widerstand können sie leisten und dadurch die austreibenden Kräfte der Gebärmutterwände verstärken. Diese Schlüsse folgen unmittelbar aus dem Mecha-

---

[1]) A. Lawrentjeff, Zur Frage von der Kraft und Wirkung der die Bauchpresse bildenden Muskeln. — Virchow's Archiv, Bd. 100, H. 3, Berlin 1885, pag. 493 und P. Lesshaft, Über die Bedeutung der Bauchpresse für die Erhaltung der Baucheingeweide in ihrer Lage. Anat. Anzeiger. III. Jahrg. 1888. Nr. 27 und 28.

nismus der Bauchpresse und der Funktion des Muskelkörpers im allgemeinen[1]).

Krasnoje an der Wolga, 6. Juli 1892[2]).

P. Lesshaft.

1) P. Lesshaft, Grundlagen der theoretischen Anatomie. I. T. Leipzig. 1892. pag. 229.

2) Bei der Redaktion eingegangen: 20. März 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Frontalschnitt des II. Beckens ($^1/_2$ natürlicher Grösse).

Fig. 2. Frontalschnitt des III. Beckens.

Fig. 3. Frontalschnitt des VI. Beckens.

Fig. 4. Frontalschnitt des VII. Beckens.

Fig. 5. Frontalschnitt des VIII. Beckens.

Fig. 6. Konstruiertes Schema der Lage des Beckeneingangs, -Ausgangs, der Synchondrosis pubis und des Kreuzbeins des VI. Beckens.

Fig. 7. Dasselbe des VII. Beckens.

Fig. 8. Dasselbe des X. Beckens.

Fig. 9. Dasselbe des VIII. Beckens, durch Auflegung des sagittalen Schnittes kontrolliert.

Fig. 10. Dasselbe des IX. Beckens.

Fig. 11. Frontalschnitt des VIII. Beckens mit Bezeichnung und Analyse der am Lebenden bei aufrechter Stellung hier wirkenden Kräfte.

Taf. IX. Photographie des Frontalschnittes des VII. Beckens.

Taf. X/XI. Skala zur Bestimmung des Koeffizienten der Knochenfestigkeit bei bestimmter Belastung des Beckens in Pude und Kilogramme.

IV.

DIE NERVENENDIGUNGEN

IN DEN

MACULAE UND CRISTAE ACUSTICAE

VON

M. VON LENHOSSÉK
IN WÜRZBURG.

(Nach einem am 24. Mai 1893 in der siebenten Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Göttingen gehaltenen Vortrag.)

Mit 4 Figuren auf Tafel XII/XIII.

Die Endigungsweise des Hörnerven in den Sinnesepithelien des Gehörorganes verdient gewiss in solchem Maasse das Interesse des Histologen wie des Physiologen, dass man es wohl wagen darf, einschlägige Beobachtungen zur allgemeinen Kenntnis zu bringen, wenn sie auch nichts prinzipiell Neues enthalten sollten. Auch eine Bestätigung vorhandener Darstellungen, sofern man über ganz positive Anschauungen verfügt, muss hier ja von Wert sein und gewiss wird die geringste Einzelheit, die man vielleicht dem bereits Bekannten hinzuzufügen in der Lage ist, dem Physiologen willkommen sein, der ja doch hauptsächlich auf die histologischen Befunde angewiesen ist, wenn er sich eine Vorstellung bilden soll von den Vorgängen, die bei der Übertragung der Schwingungen der Endolymphe auf die Endfasern des Hörnerven als spezifische Sinneserregung im Spiele sind.

In seinem grossen Werke[1]) hat Retzius der Endigungsweise der Acusticusfasern im Gehörorgan vor einem Jahrzehnt besondere Beachtung geschenkt und sie an der Hand der Osmium- und Goldfärbung bei den verschiedensten Wirbeltieren einer genauen Untersuchung unterzogen. In den „Allgemeinen Bemerkungen", womit das Werk abschliesst, finden wir Bd. II S. 362 die Ergebnisse, die Retzius hierüber erhielt, übersichtlich

---

[1]) G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm, Bd. I, 1881 und Bd. II, 1884.

zusammengestellt. Beschränken wir uns hier auf die Angaben über die Nervenendigungen in den Maculae und Cristae acusticae. Bei allen untersuchten Tieren liegen im wesentlichen dieselben Verhältnisse vor. Die Fasern treten bald ungeteilt, bald nach gabeliger Teilung an die Haarzellen heran, um deren Basis in feine Primitivfibrillen aufgesplittert, schalen- oder mantelförmig zu umgreifen, wobei sich je eine Faser mit 2—4 oder 5 Zellen verbindet. Daneben glaubte Retzius noch eine zweite Form der Endigung wahrzunehmen: feine, knotige Fäserchen, die aus dem basalen Gewirr an den Zellen emporsteigen, so dass es den Anschein hatte, als würde auch der obere Teil der Haarzellen von Primitivfibrillen umstrickt. — Aus dieser Darstellung geht ohne weiteres hervor, dass sich Retzius die Beziehungen zwischen Nervenenden und Haarzellen als innigen Kontakt, als unmittelbare Kontiguität, nicht aber als Kontinuität vorstellte und somit, wie wir heute bestimmt wissen, das Richtige traf. Wenn ich dies hier besonders hervorhebe, so geschieht es nicht nur der Wichtigkeit der Sache halber, sondern auch aus einem mehr persönlichen Motiv. In einer früheren Publikation[1]), worin ich die in Rede stehenden Verhältnisse allerdings nur flüchtig berührte, glaubte ich aus der Retzius'schen Darstellung irrtümlicher Weise gerade die entgegengesetzte Meinung entnehmen, d. h. Retzius als Vertreter einer direkten Kontinuität hinstellen zu sollen, wozu ich hauptsächlich durch die von Retzius durchgehends benützten Ausdrücke „direkter Zusammenhang", „direkte Verbindung" verleitet wurde; Retzius verstand aber darunter, dies ist mir nun unzweifelhaft und geht ja aus den Einzelheiten seiner Darstellung bestimmt hervor, nur eine innige Anlagerung, nicht aber eine eigentliche Verschmelzung von Nerv und Zell-

[1]) M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 39, 1892, p. 133.

protoplasma. Die unbedenkliche Benützung dieser allerdings etwas missverständlichen Ausdrücke von Seiten Retzius' wird uns erklärlicher, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass jene Alternative damals noch nicht die fundamentale Bedeutung zu besitzen schien, wie heute, dass die Fragestellung, ob Kontakt oder Kontinuität vorliege, zu jener Zeit noch nicht so zugespitzt war, wie nach unseren neueren Aufklärungen über den Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane. Damals handelte es sich nur um eine histologische Detailfrage, heute ist damit eine prinzipielle Entscheidung verknüpft. Denn besteht zwischen Haarzelle und Acusticusfaser bloss ein Kontakt, so sind die Haarzellen nichts weiter als „Sinnesepithelzellen", d. h. umgewandelte Epithelzellen, die von Nervenenden umstrickt sind und das histogenetische Centrum für jene Fasern liegt anderswo. Lässt sich aber zwischen beiden ein unmittelbarer Zusammenhang nachweisen oder mit anderen Worten, gehen die Fasern aus den Zellen direkt als deren Ausläufer hervor, dann erkennen wir in den Haarzellen echte Nervenzellen, die im Epithel sitzen geblieben sind, „Sinnesnervenzellen", Ursprungszellen sensibler Fasern, wie sie uns in den Riechzellen der Regio olfactoria und den von mir (a. a. O.) und Retzius[1]) nachgewiesenen sensibeln Zellen in der Epidermis der Lumbriciden entgegentreten.

Greifen wir noch aus den zahlreichen Einzeldarstellungen die Retzius von diesen Verhältnissen giebt, diejenige heraus, die sich auf das Kaninchen bezieht (Bd. II, S. 275), nicht nur weil sie die ausführlichste ist, sondern auch aus dem Grunde, weil das Objekt, woran unsere eigenen Untersuchungen angestellt wurden, von den von Retzius benützten Tieren dem Kaninchen am nächsten steht. Überlassen wir zunächst Retzius selbst das Wort. „Die markhaltigen Nervenfasern treten bündelweise oder

1) G. Retzius, Das Nervensystem der Lumbricinen. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. III, Stockholm 1892, S. 1.

einzeln durch die membranöse Wand und ihre oberste dünne helle Schicht, die sog. Basalmembran, hindurch, geben, wie gewöhnlich, kurz vor ihrem Austreten ihre Markscheide ab und dringen verschmälert als nackte, blasse Achsencylinder in das Epithel hinaus.“ „Sie steigen dann zwischen den Fadenzellen mehr oder weniger senkrecht bis ungefähr zur halben Höhe des Epithels empor; hier biegen sie nach der Seite um und verlaufen eine Strecke in horizontaler Richtung; dann teilen sie sich oft dichotomisch oder verbreitern sich nur und umfassen die unteren Enden von gewöhnlich zwei, zuweilen auch drei oder vier Haarzellen.“ Beim Kaninchen gelang es Retzius nicht, die Gegenwart von aufsteigenden Ästchen mit voller Sicherheit nachzuweisen; zwar bemerkte er sowohl an den Maculae wie an den Cristae acusticae häufig feine, körnig-variköse Fäserchen den Zellen anhaften und sie umstricken, vermochte sich indes von deren Nervennatur nicht mit Bestimmtheit zu überzeugen.

Nach der ausführlichen Mitteilung des schwedischen Forschers ruhte die Angelegenheit eine Reihe von Jahren, was man ja auch begreiflich finden wird, war es doch bei der Genauigkeit, mit der Retzius diese Verhältnisse verfolgt hatte, nicht anzunehmen, dass es möglich wäre, an der Hand der schon von ihm benützten Verfahren über die von ihm erzielten Resultate wesentlich herauszukommen. Es bedurfte neuer Methoden, um hier das Interesse von Neuem anzufachen. Erst seit der allgemeineren Verbreitung unserer zwei neuen, für die Erforschung des Nervensystems so bahnbrechenden Methoden: der Methylenblaufärbung und der Golgi'schen Methode tauchen wieder neue einschlägige Arbeiten auf.

Das erstere der beiden Verfahren, die Ehrlich'sche Methylenblaufärbung, wurde hier wohl zuerst von Retzius selbst versucht, aber, wie er selbst angiebt, erfolglos. Erst die fleissige,

unter Merkel's Leitung ausgeführte Arbeit Niemack's[1]) brachte uns gelungene Methylenblaubilder der Endigungen des Hörnerven in den Maculae und Cristae acusticae. Niemack's Darstellung beruht hauptsächlich auf Untersuchungen am Frosche. Von der ausführlich behandelten Technik der Ehrlich'schen Methode können wir hier wohl absehen; nur soviel sei erwähnt, dass teils Flächenansichten und Zupfpräparate untersucht, teils auch mit dem Gefriermikrotom Schnitte angefertigt wurden. Das wesentlichste Ergebnis, das wir der Arbeit entnehmen können, besteht in dem Nachweis, dass die Acusticusfasern in den untersuchten Sinnesepithelien frei, ohne Verbindung mit den Sinneszellen endigen. Beim Frosche fand Niemack im einzelnen folgende Verhältnisse. Das Nervenbündel verteilt sich an der Macula und sendet seine marklos gewordenen Achsencylinder nach Durchsetzung der Basalmembran in das Epithel hinein. Hier teilen sich sofort alle Achsencylinder dicho- und trichotomisch, wobei die nach allen Richtungen hin auseinanderfahrenden Fasern „sich wiederholt querverlaufende, Anastomosen bildende Fädchen zusenden.“ So kommt an der unteren Epithelgrenze, d. h. zwischen Basalmembran und Epithel ein sehr weitmaschiges, unregelmässiges Netz zu stande. Daraus steigen nun feine Fäserchen empor, um im Epithel selbst einen zweiten höchst engmaschigen, mit zahllosen Varikositäten ausgestatteten, horizontalen Plexus zu bilden, der siebförmig gestaltet ist, indem er für die hindurchgesteckten Stützzellen Löcher aufweist. Das Geflecht liegt in einer tieferen Ebene als die unteren Enden der Haarzellen, denn daraus erheben sich erst nach Niemack die feinen Fäserchen, die zu den Haarzellen gehen, um sich an sie in irgend einer beliebigen Richtung anzulegen und an ihnen anscheinend mit feinen Knöpfchen zu endigen. „Ausser diesen

---

1) J. Niemack, Maculae und Cristae acusticae mit Ehrlich's Methylenblaumethode. Merkel und Bonnet's Anatomische Hefte, Bd. 11, 1892, S. 207.

treten noch andere Fäserchen auf, welche ohne merkbare Beziehung zu Zellen bis zur Oberfläche verlaufen und dort in der Höhe der Limitans entweder mit einer keulenförmig langgezogenen oder kolbenförmigen starken Anschwellung endigen." Letztere scheinen in der Randregion der Macula zahlreicher zu sein. Ausführlich geht Niemack auf die Haarzellen ein, die bei der Methylenblaufärbung einen violetten Mantel erkennen lassen. Niemack deutet diesen keineswegs — wie das frühere Untersucher, sofern sie mit anderen Methoden ähnliche Bilder erhalten hatten, thaten — als den Ausdruck eines pericellulären Fibrillennetzes, sondern als „eine Art Zwitterschicht, halb Nerv, halb Plasma", die zwischen das Nervenende und die Zellsubstanz eingeschaltet sei, sodass also nach Niemack weder eine Kontiguität, noch aber eine unmittelbare Kontinuität beider vorliegen würde. — Viel fragmentarischer sind die Angaben Niemack's über die Verhältnisse bei Säugern, von denen das Kalb und das neugeborene Kaninchen untersucht wurden, und wir dürfen aus der etwas verschwommenen Figur 5 trotz der Versicherung des Verfassers, „die Methode habe sich auch hier bewährt", unbedenklich den Schluss ziehen, dass die Methylenblaufärbung offenbar wegen der grösseren technischen Schwierigkeiten hier nicht so klare Anschauungen gewährt habe, wie beim Frosche. Auch hier konnte Niemack an der unteren Epithelgrenze ein sehr weitmaschiges Fasernetz, ganz ähnlich dem beim Frosch beschriebenen, nachweisen, während er sich vom Vorhandensein eines innerhalb des Epithels gelegenen engmaschigen Siebplexus nicht zu überzeugen vermochte. Aus diesem Netz steigen nun Fasern empor, die eine ausgesprochene granulierte Beschaffenheit zeigen. Diese „granulierte Masse" weicht in der Höhe der Haarzellen becherförmig auseinander, und in sie fügt sich, eng von ihr umschlossen, die Haarzelle ein, in den centralen Partieen der Macula nur je eine oder zwei, in der Randregion jeweilen mehrere. Verf. stellt also für Säuger

die fibrilläre Umspinnung der Zellen sowie überhaupt das Zerfallen des Achsencylinders in Fibrillen in Abrede, wodurch er sich der gleich zu erwähnenden Darstellung Kaiser's nähert.

Hier wäre noch eine kurze Mitteilung von Geberg[1]) zu erwähnen, die sich zwar ausschliesslich auf die Nervenendigungen im Corti'schen Organ bezieht, aber aus dem Grunde angeführt werden darf, weil sie mit Niemack's Arbeit nicht nur in der angewendeten Methode, sondern auch in dem Nachweis der freien Endigung der Acusticusfasern an den Haarzellen übereinstimmt. Die Endfibrillen des N. acusticus liegen nach Geberg den Haarzellen nur an, hängen aber mit ihnen nicht zusammen.

Die Golgi'sche Methode wurde zur Untersuchung der Nervenendigungen im Gehörorgan zuerst wohl von O. Kaiser[2]) herangezogen, indes geht aus dem Text und noch überzeugender aus den Abbildungen der Arbeit unzweifelhaft hervor, dass dieser Forscher mit der Methode keine gelungene Nervenfärbung erhielt. So beruht denn auch die Darstellung, die Kaiser von den Nervenendigungen giebt, ohne Frage auf Bildern, die mit anderen Methoden, als die Golgi'sche, namentlich der Osmiumfärbung erzielt wurden, woraus sich auch deren eigenartiger Charakter erklärt. Denn nach Kaiser's Überzeugung löst sich der Achsencylinder, an der Basis der Haarzelle angelangt, nicht, wie das Retzius dargestellt hatte, in einzelne Fibrillen auf, sondern breitet sich ungeteilt zu einem kelchartigen Gebilde, einer „soliden Schale" aus, worin die Zelle mit ihrer ganzen unteren Hälfte wie das Ei im Eierbecher steckt. Dieser nervöse Kelch besteht also keineswegs aus Fibrillen, sondern

1) A. Geberg, Über die Endigung des Gehörnerven in der Schnecke der Säugetiere, Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII, 1892, S. 20.

2) O. Kaiser, Das Epithel der Cristae und Maculae acusticae. Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. II, 1891, S. 181.

aus einer hyalinen Grundsubstanz, in welche zahlreiche stark lichtbrechende Körnchen eingelagert sind.

Retzius[1]) kommt das Verdienst zu, die Golgi'sche Methode auf diesem Gebiete zuerst mit Erfolg angewendet, oder vielleicht genauer — um auch Van Gehuchten gerecht zu werden, der die Sache gleichzeitig in Angriff nahm (s. unten) — das Verdienst, die so klaren und beweisenden Bilder, die man über die Nervenendigungen im Gehörorgan mit der Versilberungsmethode erhält, zuerst beschrieben und abgebildet zu haben. Wie Niemack in seiner ungefähr gleichzeitig erschienenen Arbeit, konnte auch Retzius mit voller Bestimmtheit den Nachweis führen, dass es sich sowohl in den Maculae und Cristae acusticae wie auch im Corti'schen Organ durchgehends um eine freie Nervenendigung handelt, wodurch diese so wichtige Frage, über die Retzius nach eigenem Zugeständnis auch nach seiner früheren in ähnlichem Sinne lautenden Darstellung noch immer gewisse Zweifel hegte, zur endgültigen Entscheidung gebracht werden konnte. Aber während bei Niemack dieser fundamentale Thatbestand nicht besonders hervorgehoben und nicht weiter besprochen wird, finden wir ihn bei Retzius wie er es verdient, ausführlich beleuchtet und gewürdigt, auf dem Boden unserer neuen Anschauungen über den Aufbau des Nervensystems. Benützt wurden hauptsächlich Hühnerembryonen aus verschiedenen Perioden und neugeborene und einige Tage alte Mäuse. Im ganzen ergaben die Befunde von Retzius eine Bestätigung seiner früheren Darstellung. Beim 11tägigen Hühnchen sah er die Fasern im Epithel mehr oder weniger senkrecht emporsteigen, um an der Zone unter den Haarzellen angelangt, knotenförmig anzuschwellen und von hier aus eine Anzahl von Ästen abzugeben. Zuweilen theilt sich die Faser

[1]) G. Retzius, Die Endigungsweise des Gehörnerven. Biologische Untersuchungen, Neue Folge III, Stockholm 1892, S. 29.

schon während ihres Aufsteigens dichotomisch und jede der beiden Äste bildet dann eine besondere Verästelung für sich. Die Äste gehen nach verschiedenen Richtungen aus und sind fein und knotig-varikös. Einige von den Ästen laufen seitlich unter den oberen Enden der Haarzellen, um sich schliesslich ebenfalls zwischen den Haarzellen nach oben zu wenden und früher oder später zuweilen in der Nähe der Oberfläche frei zu endigen. Von den Knoten oder dessen ersten Ästen biegen hier und da Äste nach unten hin ab, um entweder nach kurzem Verlauf zu endigen, oder, wieder nach oben umbiegend, die Zone unter den Haarzellen wieder zu erreichen. Im ganzen bilden die Endigungen der Acusticusfasern im Epithel Büschel, die aber von verschiedener Gestalt und Grösse, bald ziemlich einfach, bald reichlich erscheinen können. Bei der Maus, von welcher neugeborene bis zweiwöchentliche Tiere an Frontalschnitten untersucht wurden, liegen die Verhältnisse im wesentlichen gleich. Die Verzweigung der in das Epithel eindringenden Fasern erfolgt darin bald tiefer unten, bald höher oben, die Äste biegen sich oft nach der Seite, tangential um und verlaufen in dieser Richtung eine Strecke, um dann in der Regel nach oben zwischen den Haarzellen emporzusteigen und in der Umgebung der Haarzellen frei zu endigen.

Gleichzeitig und unabhängig von Retzius hat auch Van Gehuchten[1]) das Chromsilberverfahren für die Untersuchung des Gehörorganes verwertet, da indes die betreffende Mitteilung erst nach der Retzius'schen Arbeit, ja direkt auf deren Veranlassung erschien, so giebt Van Gehuchten selbst die Priorität Retzius' zu und beschränkt sich darauf, die Retzius'schen Befunde unter Vorlegung einiger gelungenen Abbildungen in den wesentlichsten Punkten zu bestätigen, vor allem die freie Endigungsweise der Acusticusfasern zwischen den Haarzellen.

---

1) A. van Gehuchten, Contribution à l'étude des Ganglions cérébro-spinaux. La Cellule, t. VIII, 1892, p. 226.

Auch Ramón y Cajal bespricht in seiner das gesamte Nervensystem umfassenden bündigen Übersicht[1]) in aller Kürze die Nervenendigungen im Gehörorgan, wobei er sich, auf Grund eigener Untersuchungen, die gleich denjenigen von Retzius und Van Gehuchten an der Maus angestellt wurden, ganz an den ersteren Forscher anschliesst. Merkwürdigerweise aber zeigt die beigefügte Abbildung Fig. 21 einen etwas anderen Typus in der Verästelungsweise der Nervenfasern, als die Retzius'schen Zeichnungen. Ich kann gleich hinzufügen, dass dieses Bild auch mit meinen eigenen Erfahrungen kontrastiert. Denn während Retzius die Endfasern erst innerhalb des Epithels in der Zone der Haarzellen in ihre hauptsächlich in der Horizontalebene ausgebreitete dendritische Verzweigung zerfallen lässt, sehen wir an der Cajal'schen Zeichnung die Teilung schon unter dem Epithel vor sich gehen und die Teilungsäste als starre unverzweigte Fasern alle einfach senkrecht zwischen den Epithelzellen nach der Oberfläche hinziehen.

Die letzte Publikation über unseren Gegenstand ist eine kurze Mitteilung von H. Ayers in Milwaukee[2]). Die Ergebnisse, zu denen Ayers kam, enthalten für den Leser eine kleine Überraschung, denn sie sind denen von Retzius, Van Gehuchten, Cajal und Niemack diametral entgegengesetzt. Schon früher hat Ayers bei seinen Untersuchungen, die er mit den gebräuchlichen Färbungsmethoden über den feineren Bau des Gehörorganes angestellt hatte[3]), die Überzeugung gewonnen, dass die Haarzellen an ihrem unteren Pol alle direkt in die Acusticusfasern übergehen. Umsomehr erstaunt

[1]) S. Ramón y Cajal, Nuevo concepto de la Histología de los Centros Nerviosos. Barcelona, Heinrich y Ca, 1893, S. 56.

[2]) H. Ayers, Über das peripherische Verhalten des Gehörnerven und den Wert der Haarzellen des Gehörorganes. Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII, 1893, S. 435.

[3]) H. Ayers, The vertebrate ear. Journal of Morphology, Vol. VI, 1 and 2, 1892.

war er nun, als er die Retzius'schen Figuren Golgi'scher Präparate des Gehörorganes in die Hände bekam, die alle eine freie Endarborisation der Nervenfasern zeigen. Von vornherein überzeugt, dass jene Angaben und Abbildungen auf unvollkommener Färbung beruhen, liess er „mit dem Chromsilberverfahren eine Reihe von Ohrpräparaten (meistenteils von Sus) herstellen", die denn auch seine Voraussetzung vollkommen bestätigten. In allen Fällen, wo eine gelungene Schwärzung der Haarzellen eingetreten war, sah er aus deren Basis eine Nervenfaser hervorgehen, die er in günstigen Fällen wieder bis in eine Zelle des Ganglion cochleare verfolgen konnte. So gelang ihm denn „den von mehreren berühmten Anatomen seit einem halben Jahrhundert ersehnten sicheren Beweis der Kontinuität der Gehörnervenfäserchen mit den Haarzellen festzustellen." Die Endigungsweise der Riech- und Hörnerven ist nach ihm prinzipiell dieselbe. In beiden Fällen wachsen sie aus embryonalen Epithelialzellen als centripetal verlaufende Fortsätze hervor. Noch sei, als von den Darstellungen der anderen Forscher abweichend, die Angabe hervorgehoben, dass die Nervenzellen des Ganglion spirale cochleae durchaus nicht alle bipolar seien, sondern dass neben den allerdings in der Mehrzahl vorhandenen bipolaren Formen nicht selten auch noch multipolaren Zellen mit 3 bis 6 oder noch mehr Fortsätzen vorkommen sollen.

Meine eigenen Erfahrungen, zu denen ich nun übergehe, beziehen sich auf dasselbe Objekt, das von Retzius, Van Gehuchten und Cajal zur Untersuchung hauptsächlich benützt wurde, auf die Maus, und zwar bediente ich mich gleich jenen Forschern neugeborener und einige Tage alter Tiere, bis zum 10. Tage. Während das Corti'sche Organ zu dieser Zeit noch durchaus nicht zu seiner endgültigen Gestaltung

differenziert ist, zeigen Maculae und Cristae acusticae schon ein Verhalten, das sich von demjenigen beim vollkommen entwickelten Tiere kaum unterscheidet, wenigstens was die Beschaffenheit und Anordnung der Zellen betrifft; für die feineren Verhältnisse der Nervenendigungen wird man dies freilich, so lange man sie nicht auch beim ganz reifen Tiere mit der Golgi'schen Methode untersucht hat, nicht in jeder Einzelheit mit Bestimmtheit vertreten können. Es wäre ja möglich, dass sich in geringen Details später noch gewisse Veränderungen einstellen, indess wird man wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass solche Veränderungen, wenn sie überhaupt erfolgen, sich nur auf sehr nebensächliche Punkte beziehen.

Es mag hier eine kurze technische Anleitung Platz finden für denjenigen, der sich etwa selbst von der Richtigkeit des hier mitgeteilten überzeugen oder, ohne eine solche kritische Absicht, sich einfach derartige Präparate zu Demonstrationszwecken anfertigen wollte. Man bringt die ganze Schädelbasis (Schädeldach, Hirn und Unterkiefer werden entfernt) für 3—4 Tage in etwa 30 ccm der bekannten Golgi'schen Mischung ($3^1/_2$ % Kali bichromicum = 24 ccm[1]), 1% Osmium = 6 ccm), überträgt das Stück dann, nachdem man es etwas auf Filtrierpapier abgetrocknet hat, für 2 Tage in ungefähr ebensoviel 1%ige Silberlösung. Älteren Silberlösungen ist vor frischen der Vorzug zu geben, doch führt auch eine frische Lösung zum Ziele, sofern ihr eine Spur Ameisensäure (1 Tropfen auf 300 g) zugesetzt ist. — Diese einfache Behandlung liefert aber für unsere Zwecke selten befriedigende Resultate; es empfiehlt sich vielmehr stets die von R. y Cajal eingeführte „doppelte Methode" anzuwenden, d. h. die in der angegebenen Weise bereits behandelten Stücke für

1) Ausführlichere Anleitung zur Golgi'schen Methode findet man in meiner Zusammenstellung: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Berlin 1893.

2 Tage nochmals in das Osmio-bichromgemisch (man kann sich der schon einmal benützten Lösung, sofern sie noch etwas Osmium enthält, bedienen) und für weitere 2—3 Tage in Silberlösung zu bringen. Dann kann man fast mit Sicherheit auf Erfolg rechnen. Zur Verarbeitung taucht man das Stück zunächst auf etwa eine Viertelstunde in absoluten Alkohol, für eine Minute in eine mitteldicke Celloidinlösung, und befestigt es dann mit einigen Tropfen Celloidin oder Photoxylin, die man auf der Luft auftrocknen lässt, horizontal, mit der Basis nach unten auf Kork oder noch besser auf Hollundermark. Man kann das Festhalten des Stückes durch Daraufblasen beschleunigen. Geschnitten wird mit dem Mikrotom unter Befeuchtung mit 80°/₀igem Alkohol. Die Schnitte dürfen nicht dünner als etwa 0.06—0.08 mm ausfallen; die im Gange befindliche Verknöcherung verursacht bei dieser Schnittdicke keine Schwierigkeiten, was wohl zum Teile der entkalkenden Wirkung des Golgi'schen Gemisches zuzuschreiben ist. Sie werden mit dem nebenstehenden Mikroskop gleich auf den Ausfall der Reaktion geprüft; ist diese in befriedigender Weise eingetroffen, so entwässert man sie in absolutem Alkohol und hellt sie in Nelkenöl, worin sie nur ganz kurz verbleiben dürfen und noch einen Augenblick in Xylol oder Toluol auf. Aufgehoben werden die Schnitte in Xyloldamarlack, ohne Benützung eines Deckglases. Noch wäre hinzuzufügen, dass man dem Auseinanderfallen des Schnittes während des Mikrotomierens dadurch vorbeugen kann, dass man jeweilen auf die Schnittfläche mit dem Glasstab eine dünne Schichte diluierten Celloidins aufträgt und den Schnitt erst anfertigt, nachdem diese ein bischen eingetrocknet ist.

Horizontalschnitte eignen sich nur vortrefflich zur Untersuchung des Gehörorganes. Man erhält nicht nur richtige Anschauungen von den Maculae und Cristae acusticae, sondern hat auch den Vorzug, die Schnecke in der Achse des Modiolus getroffen zu haben. Frontalschnitte der Schädelbasis, wie sie

von Retzius vorgezogen wurden, geben allerdings ebensogute Bilder, doch ist deren Anfertigung nicht so bequem, wie die der Horizontalschnitte. —

Ist nun die Imprägnation gelungen, und das wird wohl — sofern man sich an die angeführten Massregeln hielt — sehr oft der Fall sein, so gewähren die Schnitte in vielen Beziehungen die überraschendsten, instruktivsten Bilder. Denn nicht nur die Nervenendigungen im Gehörorgan, nicht nur die Zellen der Acusticusganglien treten darin elegant in die Erscheinung, sondern es kommen häufig noch viele andere interessante Dinge mit wunderbarer Klarheit zur Ansicht. Man sieht fast immer imprägnierte Zellen in den Ganglien der Hirnnerven, namentlich im Ganglion Gasserii und kann die T-förmige Teilung ihres Fortsatzes leicht verfolgen. Auch das Ganglion cervicale superius weist oft imprägnierte Zellen auf, die sich durch ihre Multipolarität und ihren ganzen Typus von den Zellen der Cerebrospinalganglien ausserordentlich scharf unterscheiden. Häufig wird man weiterhin gelungene Bilder der Riechschleimhaut bekommen und darin das Verhalten der sich an ihrem unteren Pol in eine Olfaktoriusfaser fortsetzenden Riechzellen sowie der freien Nervenendigungen studieren können. Seltener gelingt es, an der Netzhaut die schwarzen Zeichnungen hervorzurufen, während der Optikus bis zu seinem Eintritt in den Augapfel sehr häufig imprägniert erscheint. An den Augenmuskeln imprägnieren sich fast immer motorische Nervenendigungen in grosser Anzahl, schon etwas seltener die Nervenendigungen in der Haut. Damit ist nur ein Teil all der interessanten Dinge erschöpft, die uns derartige Präparate bei günstigem Ausfall der Imprägnation und natürlich auch bei genauer und sachkundiger Durchsicht enthüllen, aber vielleicht genug, um manchen von den Lesern dieses kurzen Aufsatzes zur Wiederholung dieser Versuche zu veranlassen.

Aus meinen Präparaten geht nun, um das prinzipiell wich-

tigste Ergebnis, zu dem ich gekommen bin, gleich vorauszuschicken, ebenso wie aus denen von Retzius, Van Gehuchten und Cajal unzweifelhaft die Thatsache hervor, dass die Endigungen der Acusticusfasern in den Sinnesepithelien des Gehörorganes, in den Maculae und Cristae acusticae wie in der Papilla acustica basilaris stets unter dem Bilde freier Verästelungen erfolgen, und dass die Beziehungen der Endfasern zu den Haarzellen allenthalben auf einfachem Contakt beruhen. Das histogenetische und offenbar auch das trophische Centrum für jene Fasern liegt in den Ganglien des Hörnerven. Aus den Ganglienzellen dieser wachsen sie in der ersten Entwickelung nach zwei Richtungen hin, nach dem Gehirne und dem peripherischen Endapparate hin, hervor, um sich schliesslich hier wie dort in freie Endarborisationen aufzusplittern.

Eine sekundäre Verbindung dieser Fasern mit anderen Zellgebilden besteht nicht und würde ja auch mit den wichtigsten Strukturprinzipien, die sich aus den neueren Erfahrungen über den feineren Bau des Nervensystems ableiten lassen, in schärfstem Widerspruche stehen. Wenn Ayers die aus einer Nervenzelle als deren direkter Ausläufer hervorgehende Faser unbedenklich wieder in eine andere Zelle einmünden lässt, ohne wenigstens die Fremdartigkeit dieses Befundes zu betonen, so zeigt dies eben, dass er sich mit den neueren Ergebnissen der Nervenhistologie nicht genügend vertraut gemacht hat, dass ihm eine der fundamentalsten Verallgemeinerungen, zu denen uns die Forschungen der letzten Jahre auf dem einschlägigen Gebiete berechtigt haben, die Erkenntnis, dass das gesamte Nervensystem aus selbständigen Nerveneinheiten oder Neuronen (das Neurōn im Singular), wie sie Waldeyer benannt hat, besteht, dass alle Nervenfasern also nur auf der einen Seite mit einer Nervenzelle zusammenhängen, auf der anderen stets frei auslaufen — nicht recht klar geworden ist. Nun wäre es ja immerhin möglich,

dass neben den im Ganglien spirale und cochleare entspringenden Elementen, die in den Endapparaten natürlich frei auslaufen müssen, noch ein zweites System von Fasern vertreten sei, Elemente, die ihren Ursprung gleich den Olfactoriusfasern ganz an der Peripherie, aus den Haarzellen nehmen und in ihrem centripetalen Verlaufe die Ganglien einfach durchsetzen würden, ohne Beziehungen zu deren Zellen einzugehen. Auch Retzius stellt die Möglichkeit solcher Fasern auf, allerdings nur um sie gleich als thatsächlich nicht verwirklicht zurückzuweisen. Auch ich vermisse alle Anhaltspunkte für die Annahme einer solchen Ursprungsweise; überall, wo sich nur an meinen Präparaten die Endigungen der Hörnerven in den Epithelien geschwärzt hatten, stellten sie sich als freie terminale Verästelungen dar. Ich zögere daher keinen Augenblick zu behaupten, dass der so kategorische Widerspruch des amerikanischen Forschers gegen die Retzius'schen Angaben auf einem offenbar durch eine vorgefasste Meinung geförderten Beobachtungsfehler beruht. Es liegt ja auf der Hand, dass bei dem innigen Kontakt zwischen der Haarzelle und der sich daran anschmiegenden Faser die intensive Schwärzung beider das Trugbild einer direkten Kontinuität vortäuschen kann. Aber schon der Umstand — der ja bei halbwegs gelungener Imprägnation Niemandem entgehen kann — dass die Fasern nicht ungetheilt an die Haarzellen herantreten, wie etwa die Olfactoriusfasern an die Riechzellen, sondern sich im Epithel in der Zone der unteren Enden der Haarzellen zu reichlichen dendritischen Verästelungen aufsplittern und so hier ein drittes Geflecht bilden, muss ja ein solches Trugbild als solches erkennen lassen.

Die Nervenzellen der Acusticusganglien (Fig. 1) unterliegen leicht der Golgi'schen Imprägnation und zeigen dabei stets so scharfe und glatte Ränder, dass eine Auflagerung von Chromsilberniederschlägen auf ihrer Oberfläche, wie wir ihr bei den zentralen Nervenzellen nicht selten begegnen, hier mit Bestimmtheit aus-

zuschliessen ist. Vom Kern wird man selten etwas wahrnehmen. Die Form der Zellen ist meist regelmässig elliptisch, doch weisen manche an ihren Rändern kleine napfförmige Vertiefungen, Druckerscheinungen von Seiten benachbarter Zellen, auf. Bei den Zellen des Ganglion spirale gelang es mir ab und zu, den peripherischen Fortsatz bis zu seiner Endigung im Corti'schen Organ im Zusammenhange zu verfolgen, bei denen das Ganglion vestibulare, die von dem Gebiet ihrer Endigung etwas entfernter liegen, bekam ich die Zellen und die terminalen Verästelungen ihres epithelialen Ausläufers nie auf ein und demselben Schnitte zu Gesicht. So oft sich nur die Zellen, mitsammt ihrer Fortsätze imprägniert hatten, ergaben sie sich sowohl im Ganglion vestibulare wie im cochleare als bipolar, und zwar erschienen die meisten von regelmässiger oppositipoler Beschaffenheit, doch traf ich manchmal auch namentlich in den seitlichen Theilen der Ganglien etwas unsymmetrisch gestaltete Exemplare an, wo der Zellkörper aus der Richtung der Fortsätze etwas seitlich abwich. Multipolare Formen, wie sie Ayers angiebt, konnte ich weder in den Ganglien der N. vestibularis, noch in denen des N. cochlearis jemals wahrnehmen. — Bekanntlich stellt die bipolare Form der Zellen in den Ganglien des Acusticus nicht wie in den anderen Cerebrospinalganglien eine Übergangserscheinung dar, sondern entspricht dem endgültigen Verhalten, indem jener eigentümliche Abschnürungsvorgang, der dort die ursprünglich auch stets bipolaren Zellen durch stielartige Verdünnung und Verlängerung ihres an die beiden Fortsätze grenzenden Zellkörperabschnittes zu pseudo-unipolaren gestaltet, hier aus Gründen, die sich einstweilen unserer Beurteilung entziehen, unterbleibt. Man darf also mit Retzius sagen, dass hier eine „niedere Form", d. h. eine Form, die in den anderen Cerebrospinalganglien nur als Entwickelungsstufe von den Zellen durchlaufen wird, dauernd festgehalten erscheint. — Hier möchte ich noch eine Beobachtung einschalten, die mir in vielen Fällen sehr aufdringlich entgegen-

trat, und die ich bei Retzius und Van Gehuchten wohl mehrfach bildlich wiedergegeben, aber ebensowenig wie bei den anderen eingangs angeführten Autoren, mit Ausnahme von R. y Cajal, hervorgehoben finde. Es ist das die Wahrnehmung, dass die zwei einander gegenüberliegenden Fortsätze in der Mehrzahl der Fälle sowohl an Kaliber wie auch in ihrer Abgangsweise etwas verschiedene Verhältnisse erkennen lassen. Der eine erscheint nämlich sehr häufig dünner als der andere und entspringt dabei scharf abgesetzt von der Konvexität der Zelle, während der andere, der breitere, daraus mehr mit kegelförmigem Anschluss hervorgeht. Dabei lässt der letztere in seinem Anfangsstück, bis zu einer gewissen Entfernung von der Zelle, bis zur Stelle offenbar, wo die Markscheide auftritt, etwas unregelmässige, zackige Ränder erkennen, während der zartere Ausläufer von Anfang an glatt erscheint. Es sind das Differenzen, die uns schon von den anderen cerebrospinalen Ganglien her bekannt sind. Auch dort erscheint, wie ich dies zuerst an den Spinalganglien des Frosches [1]) nachweisen konnte, der eine Ausläufer sehr oft schwächer als der andere, und wenn wir zurückgehen auf das embryonale Stadium, wo die Zellen noch die ursprüngliche bipolare Beschaffenheit darbieten, so finden wir auch die geschilderten Unterschiede in der Einpflanzungsweise der Fortsätze in den Zellkörper ausgeprägt. Aber merkwürdigerweise haben in den Acusticusganglien die beiden Ausläufer die Rollen getauscht. Denn während in den Spinalganglien der dünne und unvorbereitet entspringende stets dem zentralen entspricht, der dickere dem peripherischen, liegt hier die Sache gerade umgekehrt: hier ist der peripherische, d. h. nach dem Endorgan gerichtete Ausläufer der zartere, der zentrale, d. h. nach dem Gehirn hin-

---

[1]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 26, 1886, S. 434.

strebende der kräftigere. Nun möchte ich diesem Unterschiede keine irgendwelche fundamentale Bedeutung zuschreiben. Das stärkere Kaliber der einen Faser scheint mir vielmehr einfach mit der grösseren Länge der Strecke, die sie zurückzulegen hat, zusammenzuhängen, der längere Achsencylinder muss immer der kräftigere sein, sei er nun der zentrale oder der peripherische, und auch die Eigentümlichkeit in der Ursprungsweise glaube ich aus der grösseren Energie der produktiven Thätigkeit, die die Zelle nach der Seite des längeren Fortsatzes hin entfaltet, erklären zu können. Die Zelle hat sich auf jener Seite mehr anzustrengen, tritt also gleichsam stärker aus sich selbst heraus, diese stärkere Bethätigung lässt dann ihre Spuren in Form eines innigeren Anschlusses der Faser an den Zellkörper zurück. Das ist freilich eine etwas bildliche Ausdrucksweise, indess kann ich meine Auffassung dieser Dinge auf keine andere Art besser kennzeichnen. — Ich habe vorhin R. y Cajal als den einzigen Forscher namhaft gemacht, bei dem sich etwas ähnliches aufgezeichnet findet. Das Ganze, was Cajal hierüber sagt, ist Folgendes (a. o. O. S. 56): „La expansión exterior de las bipolares acústicas es más espesa que la interior y puede regularse como una prolongación protoplásmica, mientras que la interiór o profunda, mucho más fina, puede considerarse como un verdadero cilindro-eje.“ Aus diesen Zeilen wird der Leser wohl mit einiger Überraschung entnehmen, dass Cajal die Verhältnisse gerade umgekehrt darstellt, als ich sie beschrieben habe, indem er gerade den peripherischen als den dickeren, den zentralen als den dünneren Fortsatz kennzeichnet. Auch in der Figur sind die Verhältnisse so wiedergegeben. Natürlich war ich selbst im höchsten Grade erstaunt, als ich die betreffende Stelle las und durchprüfte sofort auf den fraglichen Punkt hin nochmals so genau wie möglich alle meine Präparate. Nach der sorgfältigen Untersuchung dieser kann ich nun nicht anders, als an meiner oben gegebenen Darstellung festhalten und muss

annehmen, dass hier von Seiten Cajal's eine Verwechselung vorliegt, was bei der ausserordentlichen Genauigkeit und Schärfe der Beobachtung, die den spanischen Forscher auszeichnet, gewiss ein seltener Fall ist. Ich möchte noch als Beleg für die Richtigkeit der von mir vertretenen Darstellung anführen, dass die Verschiedenheit der Ausläufer in dem Sinne, wie ich sie angegeben habe, auch an mehreren der Retzius'schen und Van Gehuchten'schen Figuren mehr oder weniger deutlich zur Ansicht kommt, so z. B. an der Figur 3 der Tafel XI des Retzius'schen Werkes (Biol. Unters. Neue Folge III) und den Figuren 8 B, 9 und 11 der Van Gehuchten'schen Arbeit (Contribution à l' étude des Ganglions cérébro-spinaux, etc.).

In den Maculae und Cristae selbst tritt eine Färbung der Zellen, wenigstens in gelungener Weise, nicht sehr leicht ein, noch verhältnismässig häufiger ist dies der Fall an den Stützzellen, die dann eine intensiv schwarze Färbung erkennnen lassen, während die Haarzellen, wenn sie der Imprägnation auch unterliegen, öfters nur einen hellbraunen Ton annehmen, was insofern günstig ist, als man dann ab und zu, wie das auch Retzius erwähnt, an ihrer Oberfläche die tiefschwarzen Nervenfäserchen noch emporklimmen sieht. Die Anschauungen, die die imprägnierten Zellen gewähren, bestätigen die früheren Beschreibungen. Die Stützzellen erscheinen in ihrer charakteristischen Gestalt, in der oberen Hälfte des Epithels, zwischen den Haarzellen fadenförmig verdünnt, unten aber flaschenförmig verbreitert und an der unteren Epithelgrenze scharf abgeschnitten endigend. Die Haarzellen präsentieren sich als zylindrische, nach oben hin etwas verjüngte Elemente, die unten abgerundet und verdickt endigen; der untere Teil beherbergt den rundlichen Kern. Sie besitzen bekanntlich die Eigenart, dass sie nicht bis zur unteren Grenze des Epithels herunterreichen, sondern schon etwas höher, aber alle streng in demselben Niveau endigen. Ein wenig abweichend von Retzius und Kaiser, die sie schon in der halben

Höhe ihr Ende finden lassen, sehe ich bei der Maus, dass sie stets fast das untere Drittel des Epithels erreichen, also mit ihrem unteren Ende etwas unter die von jenen Forschern angegebene Linie herunterkommen. Da sich aber meine Erfahrungen ausschliesslich auf die Maus und noch dazu auf junge, nicht vollkommen entwickelte Exemplare beziehen, so möchte ich auf diesen Unterschied keinen besonderen Nachdruck legen, da es doch möglich ist, dass die Verhältnisse bei anderen Spezies etwas anders liegen oder sich nach vollendetem Wachstum bei der Maus noch etwas ändern. Diese Eigenart der Haarzellen verleiht nun nicht nur dem Epithel ein besonderes Gepräge, sondern bestimmt auch als wesentlichster Faktor den Typus der Endverästelungen der Acusticusfasern, denn auf einen möglichst innigen Kontakt mit den Haarzellen hin ist ihre ganze Anordnung, ihr Verhalten im Epithel berechnet, und es gewährt geradezu einen intimen Reiz, zu verfolgen, wie hier die Bauverhältnisse bis in alle Einzelheiten hinein mit unseren physiologischen Voraussetzungen übereinstimmen.

Für die genauere Darstellung der Nervenendigungen bitte ich den Leser, die dieser Arbeit beigegebenen Figuren, die der Macula acustica sacculi der Maus entnommen sind, in Augenschein zu nehmen. Fig. 2 stellt einen grösseren Abschnitt derselben, mit zahlreichen imprägnierten Fasern dar, die beiden anderen geben Stellen wieder, wo sich einzelne Fasern isoliert, aber bis in ihre letzten Verzweigungen hinein geschwärzt hatten.

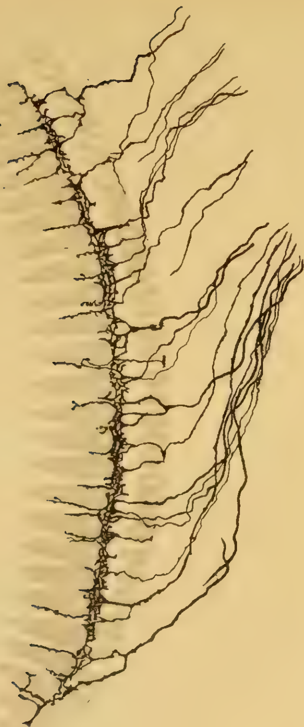
Wir sehen zunächst an Fig. 2 ein kräftiges Nervenbündel, das teils aus parallelen, teils auch aus etwas verflochtenen Fasergruppen besteht, sich der Macula von unten her nähern, um sich über deren ganze Ausdehnung gleichmässig fächerartig auszubreiten. Von einer Markscheide sieht man natürlich an den Golgi'schen Präparaten nichts, aber andere Färbungen ergeben, dass sie mit einer solchen bis zur Stelle, wo sie ins Epithel eindringen, ausgestattet sind; an der Epithelgrenze ver-

lieren sie sie. Die nunmehr nakten Fasern durchbrechen nun die sog. Basalmembran, d. h. die oberste verdichtete Schichte der bindegewebigen Wand und gelangen so zwischen die Epithelzellen. Aber schon zuvor, oder auch häufiger an der Grenze zwischen Bindegewebe und Epithel bemerkt man an vielen eine gabelförmige Teilung, wobei die beiden Äste spitzwinkelig oder mehr bogenförmig auseinanderweichen, um erst in einiger Entfernung von einander im Epithel aufzusteigen. Die Teilungsäste sind selten von ganz gleicher Dicke, oft ist der Unterschied in dieser Beziehung sehr scharf ausgesprochen. Die Teilungsstelle weist die charakteristische dreieckige Verdickung auf. Es ist schwer zu bestimmen, ob mehr Fasern geteilt oder mehr ungeteilt das Epithel betreten; immerhin scheinen mir die ungeteilten die anderen an Zahl zu übertreffen.

Es sei also hier auf einen Differenzpunkt zwischen meinen Befunden und denen Niemack's hingewiesen. Niemack beschreibt an der Epithelgrenze beim Frosche sowie auch bei Säugern ein weitmaschiges Geflecht. Die Bilder, die ich bei der Maus erhielt, lassen hiervon nichts erkennen.

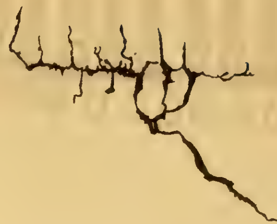
Die in das Epithel eintretenden Fasern sind von sehr verschiedener Dicke; wir finden darunter alle Breitendurchmesser vertreten, von ziemlich derben, fast blutgefässähnlich aussehenden Fasern bis zu beinahe unmessbar feinen Fädchen. Im Epithel selbst sehen wir nun, dass sie zunächst einfach ungeteilt ihren früheren Verlauf fortsetzen, als ob sie sich gar schon innerhalb des Epithels befänden, d. h. dass sie senkrecht oder auch ein Bischen schief zwischen den Stützzellen zu der Region der Haarzellen emporsteigen. Erst nachdem sie an deren Basis angelangt sind, an die sie sich mit einer oft dreieckigen derben Verdickung anlegen, erfolgt ihre weitere Verästelung. Die Zahl der Äste, in die sie zerfallen, ist nicht gross, man überzeugt sich an Stellen, wo die imprägnierte Macula von der Fläche her zur Ansicht gelangt, dass sie 3—4 nicht

2





3



4



übersteigt. Die Äste gehen von der Teilungsstelle wie die Radien eines Kreises vom Mittelpunkte aus und zwar breiten sie sich rechtwinkelig zu dem Verlauf ihrer Stammfaser streng horizontal, d. h. mit der Oberfläche des Epithels parallel in allen Richtungen nach der Seite hin aus, stets im Niveau des unteren Endes der Haarzellen verbleibend. Ihre streng flächenhafte, sich auf eine Ebene beschränkende Ausbreitung ist durch den schon erwähnten Umstand bedingt, dass die unteren Enden der Haarzellen alle genau in ein und derselben Höhe liegen, denn die Fasern gehen von Zelle zu Zelle. In einiger Entfernung von ihrem Ausgangspunkte, oft verhältnismässig weit davon, nachdem sie an 3—6 oder mehr Haarzellen vorbeigelaufen sind, endigen sie in der Regel in der Weise, dass sie sich an der letzten Zelle, die sie noch erreichen, seitlich aufbiegen, um bald im Kontakt mit ihrer Seitenfläche in einer freien Spitze zu endigen.

Das ist nun das Wesentlichste an der ganzen Anordnung, das Skelet des intraepithelialen Endbäumchens der Acusticusfaser; die festen Züge dieses einfachen Planes, das Bild der Nervenfaser, die an der unteren Grenze der Haarzellen angelangt, sich in 3—4 Äste aufsplittert und diese in der Ebene des Epithels an einer grösseren Zahl von Zellen hinziehen und schliesslich frei auslaufen lässt, dieses Bild müssen wir festhalten, wenn wir uns durch die weiter mitzuteilenden Einzelheiten hindurch eine richtige Vorstellung vom Plan der fraglichen Einrichtung bewahren wollen.

Eine kleine Komplikation dieses einfachen Verhältnisses wird schon dadurch eingeleitet, dass sich die eine oder die andere der horizontal hinziehenden Fasern während ihres Verlaufes teilt, wobei die Teilungsäste in der ursprünglichen Richtung weiterziehen.

Dann sind noch weitere Einzelheiten hinzuzufügen. Zunächst der Umstand, dass die horizontalen Fasern selten ganz

gestreckt verlaufen, sondern in der Regel zackig erscheinen. Die Zacken sind vorwiegend nach der Oberfläche hin gerichtet und liegen hauptsächlich an den Stellen, wo die gleich zu erwähnenden aufsteigenden Ästchen von den Fasern entspringen, die die Zacken auch offenbar durch ihren Ursprung veranlassen; dadurch gewinnt die Faser manchmal eine arkadenförmige Anordnung. — Dann fehlt es auch nicht an Varikositäten, wobei es sich weniger um rundliche, knötchenartige Anschwellungen handelt, wie sie an den Achsenzylindern und Dendriten bei der Golgi'schen Methode vorkommen, sondern um mehr spindelförmige, unregelmässige, oder, sofern sie an der Abgangsstelle der aufsteigenden Äste liegen, dreieckige Anschwellungen. An den Stellen, wo die horizontalen Fasern mit den Haarzellen in Berührung treten, schliessen sich die Varicositäten in ihrer Form häufig an die des abgerundeten unteren Endes derselben an, d. h. sie zeigen nach oben hin eine konkave Form, wodurch natürlich die Anlagerung der Fasern an die Zellen noch inniger wird. Doch ist hier gleich davor zu warnen, in diesen von der Form der Haarzellen etwas beeinflussten Varicositäten etwa napfartige oder schalenförmige Bildungen für die Zellen oder dergl. zu erblicken. Eine solche Ausdrucksweise würde irrige Vorstellungen von den Verhältnissen erwecken, die ja ganz einfach liegen. Die Fasern laufen einfach unter den Zellen eng angedrückt an sie, dahin, daher sie denn auch in der Anordnung ihrer Varicositäten eine Spur dieses Kontaktes tragen müssen. Eine kelchartige Ausbreitung des ungeteilten Achsenzylinders um die Haarzellen herum, wie sie Kaiser behauptet, muss ich nach meinen Präparaten durchaus in Abrede stellen.

Ab und zu kommt es, wie auch Retzius bemerkt, vor, dass die intraepitheliale Stammfaser schon kurz bevor sie die Haarzellengrenze erreicht hätte, sich in zwei Äste spaltet, die sich dann sofort, trichterförmig auseinanderweichend, zu den Haarzellen begeben, um je für sich eine besondere horizontale Verästelung zu bilden.

Hiermit ist aber die Beschreibung des Endbäumchen der Hörnervenfasern noch nicht erschöpft. Eine physiologisch wichtige Einrichtung bleibt noch zu erwähnen. Sie besteht darin, dass die geschilderten horizontalen Fasern während ihres Verlaufs unter den Haarzellen von Stelle zu Stelle verticale, vorwiegend aufsteigende Äste aus sich hervorgehen lassen. Diese entspringen an den erwähnten zackig emporgezogenen Stellen der Horizontalfasern, gewöhnlich mit einer kleinen Verdickung, und steigen an den Haarzellen senkrecht nach der Oberfläche hin empor. Sie sind an deren Seitenflächen eng angelöthet, und beschreiben manchmal wegen dieser Anlötung unten, wo das abgerundete untere Zellenende in die senkrechten Seitenwände übergeht, entsprechende kleine Bogen. Die Ästchen sind in der Regel ziemlich gestreckt, von streng senkrechtem Verlauf, manchmal glatt, häufiger aber mit kleinen Varicositäten versehen, in der Regel ungeteilt, nur ab und zu bemerkt man an ihnen unweit von ihrem Ende Teilungen oder kurze variköse Nebenzweigchen. Stets endigen sie frei, zugespitzt oder zu einem kleinen Knötchen verdickt, in Berührung mit der Oberfläche der Zelle. Die Höhe, bis zu der sie sich emporziehen, wechselt; manche hören bald auf, andere steigen bis in die Nähe der Oberfläche empor; die Mehrzahl findet wohl schon unterhalb der Mitte der Zellenhöhe ihr Ende. In keinem einzigen Falle sah ich sie an den Cristae und Maculae acusticae bis direkt zur Oberfläche hinaufreichen, ein Umstand, der insofern physiologisches Interesse beanspruchen darf, als daraus der Schluss gezogen werden kann, dass die Erschütterungen der Endolymphe nie direkt auf die Faserspitzen einwirken. Meine Beobachtungen stimmen in dieser Hinsicht mit denen von Retzius überein (s. namentlich dessen Figuren auf Taf. XI a. a. O.), stehen aber in Widerspruch mit denen Niemack's (a. a. O. S. 220), der beim Frosche mit der Methylenblaumethode einzelne Fasern hart an der Oberfläche mit einer Anschwellung endigen sah. Nun möchte ich von

vornherein Bedenken aussprechen, ob sich diese minutiöse Frage mit der Methylenblaumethode, die ja die Anfertigung tadelloser Schnitte nicht erlaubt, sicher entscheiden lässst.

Was nun die Zahl dieser aufsteigenden Ästchen betrifft, so erscheinen sie selbst an Stellen, wo die intraepithelialen Fasern reichlich geschwärzt sind, nicht gerade zahlreich. Fig 2 gibt von ihrer Zahl eine Vorstellung. Es scheint durchaus nicht jede Zelle mit solchen seitlich an ihr emporklimmenden Ästen ausgestattet zu sein; nie habe ich mehr als 2—3 Fasern an je einer Zelle wahrgenommen. Nun wäre es ja immerhin möglich, dass ihre Zahl in der Folge, mit dem weiter fortschreitenden Wachstum noch zunimmt, doch bezweifle ich von vornherein, dass es jemals zu einer förmlichen Umstrickung, zu einer dichten korbartigen Umflechtung der Haarzellen durch derartige Fibrillen kommt.

Bei weitem spärlicher als die geschilderten, treten uns an den horizontalen Fasern noch absteigende Äste entgegen. Hat sich das ganze intraepitheliale Fasersystem ausgiebig imprägniert, so wird man nicht leicht entscheiden können, ob die aus dem horizontalen Geflecht herabziehenden und unten anscheinend frei endigenden Äste wirklich solchen und nicht etwa den intraepithelialen Stücken der mangelhaft geschwärzten in das Epithel eintretenden Stammfasern entsprechen. Den ganz bestimmten Beweis ihrer Existenz erhält man aus Sellen, wo sich nur einzelne Acusticusfasern mit ihrer interepithelialen Verästelung isoliert geschwärzt hatten. Die absteigenden Äste sind nun, wie gesagt, sehr spärlich; sie ziehen senkrecht zwischen den Stützzellen herunter und hören oft schon vor der unteren Epithelgrenze plötzlich auf; in anderen Fällen erreichen sie letztere und endigen dann in der Weise, dass sie sich der Basis einer Stützzelle hakenförmig umgebogen, oder mit einem Knöpfchen versehen, anlegen. Die physiologische Deutung dieser Ästchen ist nicht leicht; die einzige Möglichkeit, ihr Vorhandensein zu erklären, wäre vielleicht die Annahme, dass auch die sog. Stützzellen

einen geringen Bruchteil des Reizes als Erregung in sich aufzunehmen und von ihrem freien Ende nach ihrer Basis hin fortzupflanzen befähigt sind, wobei dann die Übertragung dieser Erregung auf die Nervenenden durch Vermittelung der fraglichen absteigenden Zweigchen erfolgen würde.

Die geschilderte Verästelungsweise des Hörnerven tritt mit grösster Klarheit an Stellen zu Tage, wo sich die bekannte, bisher noch unerklärt dastehende eklektive Eigenart der Golgi'schen Methode, die sie bekanntlich mit der Methylenblaufärbung teilt, geltend gemacht, d. h. wo sich von den vielen Fasern, die in das Epithel eindringen, zufällig nur einige, dann aber mitsamt ihrer Endverästelung, isoliert, wie alleinstehende Bäume imprägniert hatten. Solche Stellen sind in den beiden Figuren 3 und 4 wiedergegeben. Sie gewähren ausserordentlich klare Anschauungen; auf der hell-gelben Unterlage des ganz durchsichtig gewordenen Epithels tritt das Endbäumchen der Acusticusfaser in seiner Gesamtheit mit der grössten Schärfe in die Erscheinung, und man kann den einzelnen Teilungsästen leicht bis in ihre feinsten Endpunkte folgen und sich bestimmt überzeugen, dass alle Zweige mit feinen Enden aufhören, ohne sich miteinander oder mit den Endzweigen benachbarter Fasern anastomotisch zu verbinden. Sobald sich nur zwei oder mehr Fasern mit den dazugehörigen Verzweigungen unmittelbar nebeneinander schwärzten, werden die Verhältnisse in dieser Hinsicht unklar, man kann den einzelnen Zweigen nich mehr so genau in ihren Verflechtungen nachgehen, die Äste scheinen stellenweise miteinander zu verschmelzen und der unerfahrene Beobachter könnte leicht zur Annahme einer wirklichen netzartigen Verbindung verleitet werden, die nicht besteht. Aber noch eine zweite Bedingung ist meiner Erfahrung nach erforderlich, um von dem Verästelungstypus, namentlich von der so streng flächenhaften Ausbreitung der ersten Teilungsäste, eine richtige Vorstellung zu gewinnen: nur solche Stellen dürfen beim Studi-

um berücksichtigt werden, wo das Epithel genau senkrecht getroffen ist. Sobald das Messer das Epithel etwas schief durchsetzt hat, erhält man keine exakte Seitenansicht mehr, sondern mehr eine schiefe Flächenanschauung von der Faserverästelung und damit ein nicht ganz zutreffendes Bild von dem Typus desselben; statt in der geschilderten so sehr regelmässigen Form, präsentiert sie sich nämlich jetzt als unregelmässiges, büschelartiges Endbäumchen. Die geringste Verschiebung der Schnittrichtung verhindert einen richtigen Einblick in die Verhältnisse.

Vollends ein Ding der Unmöglichkeit ist die isolierte Verfolgung der Endfasern an Stellen der Maculae oder Cristae, wo sich die Golgi'sche Reaktion an den Nervenfasern in üppiger Weise eingestellt hat. Wenn indess solche Bilder speziell für diese Zwecke nicht taugen, so gewähren sie in einer anderen Richtung lehrreiche Anschauungen: sie zeigen uns, wie sich der Nervenapparat des Sinnesepithels topographisch, in seiner Gesamtheit verhält. Wir erkennen daran, dass sich alle die horizontalen Äste, in die sich die intraepithelialen Fasern aufsplittern, im Niveau des unteren Endes der Haarzellen zu einem schmalen aber dichten gitterartigen Geflecht verfilzen, worin natürlich rundliche Löcher für die hindurchgesteckten Stützzellen ausgespart sein müssen, während die Haarzellen auf diesem Sieb direkt wie auf einer Unterlage dicht gedrängt in Reih und Glied nebeneinanderstehen. Ist der Schnitt etwas dicker ausgefallen oder absichtlich so gemacht, so erscheint dieses intraepitheliale horizontale Geflecht als ein schmaler, intensiv schwarzer Streifen, der das Epithel etwas über der Grenze seines unteren Drittels als eine zusammenhängende, überall gleichbreite Schichte, den Netzhautschichten vergleichbar, durchsetzt. An der unteren Fläche empfängt der Streifen massenhaft die in das Epithel eintretenden Fasern, auf der oberen Seite gibt er, schon in bedeutend geringerer Zahl, die gegen die Ober-

fläche aufsteigenden Ästchen ab. Von einer inneren Struktur nimmt man daran zunächst nichts wahr; der mit den Verhältnissen nicht schon von anderen Bildern her vertraute Beobachter könnte auf den ersten Blick versucht sein, das ganze für eine ungeformte Niederschlagsmasse zu halten. Ert wenn man die Schnitte absichtlich etwas dünner anlegt oder wenn sich nur ein Teil der an dem Plexus betheiligten Elemente gefärbt hatte, präsentiert sich der schmale Streifen als das, was er ist, nämlich als ein Gewirr von zahlreichen feinen varikösen horizontalen Fäserchen.

Ist man auf die Anwesenheit dieses dichten Gitterfilzes schon von den so prägnanten Golgischen Bildern her vorbereitet, so fällt es einem nicht schwer, seine Spuren auch an Präparaten des Maculaepithels, die mit anderen Färbungsmethoden behandelt oder ungefärbt sind, nachzuweisen. So markiert sich das Geflecht sehr deutlich an solchen Stellen Golgischer Präparaten, wo die Imprägnation in der Macula unterblieben ist, also nur die Einwirkuug der Osmio-bichromlösung in Betracht kommt, und zwar stellt sie sich in Form einer aus stark lichtbrechenden Körnchen bestehende Lage, einer förmlichen „Punktsubstanz“ dar, in die die Haarzellen mit ihren basalen Teilen eingeschlossen sind. Die Körnchen — es sind das dieselben Bildungen, die in Niemack's und Kaiser's Darstellung eine so grosse Rolle spielen — entsprechen nun ohne Frage teils den optischen Querschnitten, teils und zwar hauptsächlich den Varicositäten der unter den Haarzellen hinziehenden horizontalen Fasern. Der Vergleich der Golgischen Präparate mit den Osmiumbildern zeigt uns deutlich den enormen Fortschritt, den die mit der ersteren erzielbaren Anschauungen gegenüber dem, was früher erreicht werden konnte, darstellen.

Das beschriebene intraepitheliale Geflecht repräsentiert, wie man aus Fig. 2 ohne weiteres erkennt, eine so scharf begrenzte wohlcharakterisierte und in ihrem Typus so gesetzmässige

Bildung, dass es vielleicht gestattet ist, es in seiner Gesamtheit als eine besondere Schichte des Epithels einzuführen. In der That fordern solche Bilder, wie sie namentlich in Figur 1 vergegenwärtigt sind, zu einer derartigen Einteilung geradezu heraus. Eine neue Einsicht ist freilich mit der Aufstellung derartiger Schichten nicht verbunden, sie trägt aber gewiss zur Anschaulichkeit der Darstellung in willkommener Weise bei. Man hätte demgemäss im Epithel des Maculae und Cristae drei Schichten zu unterscheiden: 1. eine Haarzellenzone, worin wieder zwei Schichten auseinanderzuhalten wären, eine die vom Hauptteil des Körpers der Haarzellen, und eine untere, die von ihren in gleicher Höhe in Reih und Glied stehenden rundlichen Kernen gebildet wird, 2. ein dem beschriebenen Nervenfilze entsprechendes Stratum plexiforme und 3. eine Stützzellenzone, die die unteren verbreiterten Abschnitte der Stützzellen umfasst und ihren Hauptcharakter von den gleichfalls in regelmässiger Anordnung nebeneinander aufgereihten elliptischen, mit der Längsachse senkrecht stehenden Kernen derselben erhält. Die Schichte 1 begreift natürlich auch die oberen, fadenartig verdünnten Teile der Stützzellen in sich.

Zum Schlusse, nachdem ich wohl alle Einzelheiten, die ich aus meinen Präparaten herauszulesen imstande war, angeführt habe, möchte ich mir erlauben, an die dargelegten Befunde einige physiologische Betrachtungen anzuknüpfen. Ich glaube, dass wir nun in der histologischen Analyse soweit gekommen sind, dass wir dies versuchen dürfen, ohne befürchten zu müssen, noch etwas unreife Früchte vom Baue der physiologischen Erkentnis zu pflücken. So scheint mir zunächst aus der dargelegten Einrichtung, namentlich aus dem Umstande, dass die aufsteigenden Endfäserchen des n. acusticus nicht bis zur Oberfläche des Epithels hinausragen, mit ziemlicher Sicherheit der Schluss hervorzugehen, dass die Endspitzen der Hör-

nervenfasern nicht geeignet sind, die Bewegungen der Endolymphe direkt als Erregung in sich aufzunehmen, sondern dass sie sie erst aus zweiter Hand, durch Vermittelung der Haarzellen empfangen können. Auf diese wirken wohl zunächst jene Reize ein, u. zw. offenbar in der Weise, dass sie deren innere freie Fläche und wohl noch ausgiebiger ihre in die Endolymphe eintauchenden Härchen in Vibrationen versetzen. Letztere wurzeln im Protoplasma der Haarzellen und teilen somit jene Stossbewegungen durch ihre Erschütterungen dem Körper der Haarzellen energisch mit. In diesen Zellen wird nun offenbar der Reiz in jene Form umgesetzt, die nunmehr geeignet ist, in den sich an die Haarzellen innig anschmiegenden Nervenfasern jenen rätselhaften molekularen oder chemischen Vorgang anzufachen, den wir Erregung nennen. Es muss also der ursprüngliche Reiz zuvörderst durch die Haarzellen in einer bestimmten Weise verarbeitet, den Fasern zugänglich gemacht, für sie gleichsam verdaut werden. Dadurch erscheinen uns die Haarzellen schon als kleine nervöse Apparate, als kleine fortsatzlose Nervenzellen in physiologischem Sinne, d. h. als Elemente, die vermöge einer bestimmten Anordnung, einer bestimmten Gleichgewichtslage ihrer Protoplasmateilchen zur Mitschwingung auf gewisse spezifische Reize hin befähigt sind. Diese uns vorderhand vollkommen unbekannte Anordnungsweise der Moloküle prägt sich ja schon histologisch in gewissen Merkmalen des Protoplasmas aus, so namentlich in der eigentümlichen Lichtbrechung und Färbung, in den scharfen Grenzen der betreffenden Zellen. Hier steht der feinsten Zellenforschung noch ein anregendes und dankbares Feld offen. Aus dem Umstande, dass die Hauptstelle des Kontaktes mit der Faser an der Basis der Zelle liegt, darf man schliessen, dass der Erregungsvorgang in der Haarzelle von der freien Fläche her gegen deren untersten Abschnitt fortgepflanzt wird, doch stellt die Basalfläche nicht die einzige Entladungsstelle dar, auch

die Seitenflächen sind zur Abgabe der Erregung an die Fasern befähigt, wie dies ja aus der Gegenwart der aufsteigenden Ästchen daran ohne weiteres hervorgeht. — Es mag hier nochmals besonders hervorgehoben werden, dass das Übergreifen der Erregung von der Zelle auf die Faserspitzen nicht durch direkte Verschmelzung letzterer mit dem Zellprotoplasma, sondern bloss durch eine innige, durch keine Zwischensubstanz gehinderte Berührung getragen wird. Wenn sich bei der Methylenblaubehandlung die Haarzellen nach Niemack's Zeugnis mit einem blauen Mantel umhüllen, so möchte ich dies keineswegs als den Ausdruck einer besonderen Zwischensubstanz um die Zelle herum auffassen, sondern — mit dem Vorbehalt der Möglichkeit, dass vielleicht bloss eine durch die unvollkommene Einwirkungsweise der Methylenblaulösung bedingte Erscheinung vorliege — in jener Erscheinung höchstens einen Anhaltspunkt dafür erblicken, dass die peripherischen Teile der Zellen chemisch oder physikalisch eine etwas andere Beschaffenheit besitzen, als deren centrale Partien.

Physiologisch verwertbar scheint mir zweitens die Thatsache, dass jede Acusticusfaser vermöge der intraepithelialen Teilungen zu einer grösseren Anzahl von Haarzellen in Beziehung tritt, dass stets ein ganzer Haarzellenkomplex je einer einzigen Nervenfaser subordiniert ist. So fliessen aus mehreren Sinneszellen die Erregungsströme in einen gemeinsamen Achsencylinder und eine einzige bipolare Ganglienzelle zusammen und werden wieder von dieser aus durch eine einzige Faser dem Centralorgan zugeführt. Hier angelangt spaltet sich freilich jene einheitliche Bahn in zahlreiche Zweigkanäle, zunächst schon durch die von v. Kölliker[1]) nachgewiesenen Bifur-

[1]) A. v. Kölliker, Der feinere Bau des verlängerten Markes. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz., Jahrg. VI, 1891, S. 427. — S. auch: Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der V. Versamml. in München, 1891, S. 266.

kationen und Kollateralen, in grösserem Massstabe aber noch auf dem Wege der fein aufgesplitterten Endbäumchen, in die die Acusticusfasern zwischen den Zellen der sogenannten Acusticuskerne zerfallen.

Ist aber, könnte man fragen, bei der dichten Verflechtung, die die Terminalfasern im Stratum plexiforme des Epithels miteinander eingehen, eine isolierte, abgeschlossene Leitung der von einer bestimmten Anzahl von Haarzellen empfangenen Reize überhaupt denkbar, muss nicht vielmehr durch dieses Geflecht, durch das innige Ineinandergreifen der Fäserchen darin, jede Selbständigkeit der Leitung aufgehoben werden und der Reiz, mag er auch nur auf eine einzige Haarzelle eingewirkt haben, sich innerhalb dieses Fasergewirrs stets über den ganzen Umfang der Nervenendstelle ausbreiten und so durch die Gesamtheit des zutretenden Nervenbündels centralwärts befördert werden? Unsere Stellung zu dieser Frage wird verschieden ausfallen, je nach der Auffassung, zu der wir uns in Betreff der Funktionsweise der Haarzellen bekennen. Der Reiz, der bei den Maculae und Cristae acustae im Spiel ist, besteht offenbar in bestimmten wellenförmigen Schwingungen der Endolymphe. Diese Schwingungen können sich natürlich den physikalischen Gesetzen gemäss unmöglich nur auf einen Bruchteil der Flüssigkeitsmenge beschränken, sondern werden sich stets über deren ganze Masse gleichmässig fortpflanzen. So darf man von vornherein sagen, dass jeder Reiz gleichzeitig alle Haarzellen einer Nervenendstelle treffen wird. Nun fragt sich aber, ob auch alle Haarzellen gleichmässig auf alle Schwingungsformen reagiren werden. Huldigt man der Ansicht, dass sie sich in dieser Beziehung alle wie eine physiologische Einheit verhalten, so wird die oben angeregte Frage geradezu gegenstandlos, indem ja eine isolierte Leitung von seiten der einzelnen Fasern ohnehin überflüssig erscheint. Bedeutung gewinnt die Frage erst, wenn wir uns auf den Boden der anderen, meiner Ansicht nach viel wahrscheinlicheren Hypothese stellen

d. h. annehmen, dass jeder durch die Endausbreitung einer Acusticusfaser beherrschte Haarzellenkomplex nur für je eine bestimmte Reizform, etwa auf eine bestimmte Schwingungszahl, Amplitude, u. s. w. abgestimmt ist, und von anderen Reizen unberührt bleibt. Bei der Annahme nun einer derartigen funktionellen Differenzierung der Haarzellen muss unsere Antwort auf die Frage, ob innerhalb des intraepithelialen Gittergeflechtes eine Übertragung der Erregung von einem Endbaum auf den anderen stattfinde, entschieden verneinend ausfallen, indem ja dadurch der ganze Zweck jener Arbeitsteilung der Haarzellenkomplexe vereitelt würde. Allein auch ohne Berücksichtigung derartiger physiologischer Überlegungen, müssen wir es schon vom rein histologischen Standpunkte aus bezweifeln, dass jene Endausbreitungen, wenn sie sich gegenseitig noch so ausgiebig verflechten, je etwas von der Erregung, die ihnen von den Haarzellen zur Weiterbeförderung übermittelt wurde, an einander abgeben. Es handelt sich nämlich hier um die Endbäumchen von wahren Achsencylindern; ich sehe wenigstens durchaus nicht ein, warum man, wie dies Cajal (a. a. O.) thut, im peripherischen Fortsatz der bipolaren Acusticuszellen, der ja ganz die histologischen Merkmale einer regelrechten Nervenfaser zeigt, einen protoplasmatischen Ausläufer erblicken soll. Nun zeigen uns aber alle neueren Erfahrungen über die feinere Organisation des Nervensystems, dass wenn eine Nerveneinheit auf die andere einwirken soll, dies nie in der Weise erfolgt, dass ihre Endbäumchen, d. h. die Endarborisationen ihres Hauptausläufers ineinandergreifen, sondern stets derart, dass das Endbäumchen des Achsencylinders der einen Zelle zu den Dendriten der anderen Nerveneinheit in Beziehungen tritt oder direkt deren Zellkörper umfasst. Ein schönes Beispiel für ersteres Verhalten stellen die Verknüpfungen der Olfaktoriusfibrillen mit den Fortsätzen der grossen Pyramidenzellen des Riechlappens in den Glomeruli olfactorii, für letzteres

die Einwirkungsweise der Fasern auf die Purkinje'schen Zellen der Kleinhirnrinde in Form pericellulärer Körbe dar. Aus dem Umstande, dass die funktionellen Beziehungen der Nerveneinheiten untereinander wenigstens da, wo die Verhältnisse klar zu Tage liegen, wie in den beiden herangezogenen Beispielen, in keinem Falle durch die beiderseitigen Endbäumchen vermittelt werden, darf man vielleicht schliessen, dass letztere zu einer gegenseitigen Einwirkung überhaupt nicht fähig seien, und damit ist auch die Antwort auf die Frage, die wir uns oben gestellt hatten, gegeben.



Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII/XIII.

Fig. 1. Zwei bipolare Zellen aus dem Ganglion spirale cochleae der jungen Maus.

Fig. 2. Uebersichtsbild der Nervenendigungen in der Mala acust. sacculi.

Fig. 3 und 4. Isolirt imprägnirte intraepitheliale Endbäumchen aus der Mac. acust. sacculi.

Sämmtliche Figuren sind nach Golgi'schen Präparaten bei mittelstarken Vergrösserungen angefertigt.

V.

DIE DICKE

DER

QUERGESTREIFTEN MUSKELFASERN

UND

IHRE BEDEUTUNG

VON

CAND. MED. **JOSEF HALBAN.**

Aus dem anatom. Institute des Herrn Professor Dr. Emil Zuckerkandl
in Wien.

Mit 12 Figuren auf Tafel XIV.

Es ist schon lange bekannt, dass die Dicke der Muskelfasern nicht überall dem gleichen Typus entspricht, sondern dass die Fasern relativ sehr bedeutende Unterschiede ihrer Querschnittsdurchmesser zeigen. Bei der systematischen Darstellung dieser Grössendifferenzen ergiebt sich ein dreifacher Standpunkt, nämlich 1. die Betrachtung der Dickendifferenzen der Fasern in einem und demselben Muskel, 2. der Unterschiede in zwei identischen Muskeln verschiedener Individuen und 3. in den einzelnen Muskeln desselben Individuums.

I.

Was die erste Frage betrifft, so findet sich in der Litteratur wiederholt die Thatsache verzeichnet, dass es wirklich bedeutende Dickenunterschiede in Fasern eines und desselben Muskels giebt. Es ist dies in der Weise zu verstehen, dass neben einem gewissen, absolut nicht zu verkennenden Grössentypus von Dickendurchmessern auch hie und da Fasern in einem Muskel miteingestreut sich finden, die bedeutend dünner oder dicker sind, als eben die weit überwiegende Mehrzahl der Muskelfasern von gleichem Durchmesser. Erwähnt werden diese Verhältnisse von Bowman[1]), Kölliker[2]) u. A. Toldt[3]) macht darüber die

---

1) **Bowman**, Cycl. of Anat. and Phys. 1839—1847. Vol. III. pag. 507.

2) **Kölliker**, Gewebelehre des Menschen. 1850. II. pag. 201 und neuere Auflagen.

3) **Toldt**, Lehrbuch der Gewebe. 1888. pag. 88.

Angabe, dass Schwankungen um das Doppelte des Durchmessers zur Beobachtung kommen. Es ist ja ferner bekannt, dass manche Autoren, wie Grützner [1]), Knoll [2]) etc. zum Teile ihre Theorien auf diese Unterschiede in der Faserndicke stützen. Die grösste Aufmerksamkeit wurde aber neuerlich diesen Verhältnissen von Schwalbe und Mayeda [3]) in einer Arbeit, auf die ich noch öfter zurückkommen werde, geschenkt, indem sie von 63 menschlichen Muskeln die maximalen und minimalen Durchmesser der Fasern bestimmten. Von jedem Muskel wurden 100 ganz beliebige, verschiedene Fasern gemessen, und die gefundenen Masse zur Darstellung von Kurven verwendet, welche einen genauen Überblick über die Norm, die Maxima und Minima der Dicken innerhalb desselben Muskels ermöglichen. Schwalbe und Mayeda beobachteten nun, wie aus den Kurven ersichtlich ist, Schwankungen um das 4—5fache und auch ich sah an Querschnitten mancher Muskeln ähnliche Differenzen. So zeigten z. B. beim M. gluteus maximus eines Justifizierten die typischen Fasern eine Dicke von ca. 80 μ, während sich daneben auch Fasern mit einem Durchmesser von 100 μ, aber auch von nur 25 μ fanden. Es bedeutet dies also Schwankungen um das Vierfache. Noch auffallender sind diese in einem Exemplar des M. frontalis, wo neben Fasern mit dem typischen Durchmesser von 30 μ sich auch solche zeigen, wo derselbe 50 μ und andererseits nur 10 μ beträgt, also Unterschiede um das Fünffache (s. Abbild. Fig. 11). Diese Differenzen sind aber nicht regelmässig in gleicher Weise anzutreffen, im Gegenteil es ergaben sich da ganz willkürliche Anordnungen. Während sich in dem Muskel des einen Individuums derartige

---

1) Grützner, Breslauer ärztliche Zeitg. 1887. Nr. 1. — Recueil zoologique Suisse I. pag. 665.

2) Knoll, Denkschr. d. math. naturwiss. Klasse der k. Akad. d. Wissenschaften. 1891. pag. 633.

3) Schwalbe und Mayeda, Zeitschr. f. Biologie, Bd. XXVII, pag. 482.

bedeutende Schwankungen finden, werden sie in demselben Muskel eines anderen Individuums vergebens gesucht. Wir stehen also da ziemlich willkürlichen Verhältnissen gegenüber und ich glaube, dass die Schlüsse, die aus diesen Befunden gezogen werden, immerhin zu Täuschungen Anlass geben können. Nach meiner Überzeugung ist bei vergleichenden Studien die Betrachtung der typischen Fasern allein nicht nur viel einfacher und vollkommen genügend, sondern auch in gewisser Hinsicht verlässlicher.

Manche dieser atypischen Fasern, wie sie an Querschnitten getroffen werden, sind gewiss daraus zu erklären, dass die Muskelfaser kein reiner Cylinder ist, sondern einerseits Verdickungen, andererseits Verschmälerungen besitzt, welch letztere sich namentlich an den Enden finden, die ja, wie seit Fontana [1]) viele Forscher gezeigt haben, in der Regel spindelförmig gebildet sind. Es ist klar, dass das Querschnittsbild verschieden ausfallen muss je nach der Stelle, wo der Schnitt die Muskelfaser gerade trifft. Viele atypische Fasern zeigen aber der ganzen Länge nach ein kleineres oder grösseres Kaliber als das der typischen, also eine wahre Verdünnung oder Verdickung der ganzen Faser, und diese sind wahrscheinlich durch ein ungleiches Wachstum der einzelnen Fasern desselben Muskels zu erklären. Wodurch diese Ungleichmässigkeit im Wachstum aber bedingt ist, davon haben wir keine Kenntnis.

Jedenfalls verdient aber hervorgehoben zu werden, dass beim Embryo ganz ähnliche Dinge sich finden, worauf Felix [2]) aufmerksam macht und was ich durch meine Messungen bestätigen kann. Dafür sprechen folgende Beispiele:

---

1) Fontana, Abhandlung über das Viperngift u. s. w. Berlin 1787. 4. pag. 388.

2) Felix, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 48.

M. biceps eines 5—6 monatlichen Embryos:
typische Fasern 7,5 μ, atypische 2,5 μ und 12,5 μ
Diaphragma eines 6 monatlichen Embryos:
typische Fasern 7,5 μ, atypische 2,5 μ und 15 μ.

Es sind das also Schwankungen um das 5—6 fache, wobei namentlich die Weismann'schen Fasern, wie bekannt, durch bedeutende Dicke sich auszeichnen und dadurch Grössenverhältnisse wie 1 : 7 gefunden werden.

II.

Auch über den zweiten Punkt, nämlich die Dickendifferenzen der Fasern in zwei identischen Muskeln verschiedener Individuen, sind aus der Litteratur manche Daten bekannt. Es wurden über diesen Gegenstand in zweifacher Richtung Untersuchungen angestellt; 1. an verschiedenen Species, 2. an derselben Species.

Über das Erstere berichtet in der deutschen Litteratur Riedel [1]). Er untersuchte die entsprechenden Muskeln verschiedener Säugetiere und fand, dass die absolute Dicke der Faser von der Grösse des Tieres selbst abhängt. Das Rind besitzt z. B. doppelt so dicke Fasern, als die Maus. Es kommt aber auch der Entwickelungszustand in Betracht, denn eine erwachsene Maus hat doppelt so dicke Fasern, als ein neugeborenes Kalb, dieses aber wieder doppelt so dicke, als eine neugeborene Maus. Die Fasern sind also von der Grösse des Thieres und von dem Entwickelungsstadium desselben abhängig. Ausführlicher studierte Bowman [2]) die Verhältnisse, indem er die Muskelfasern der verschiedenen Tierklassen auf ihre Dicke prüfte und mit einander verglich. Er stellt folgende Tabelle über diese Unterschiede auf:

---

1) Riedel, Untersuchungen aus dem anat. Institut zu Rostock 1874.
2) Bowman, Philosophical Transactions 1840. pag. 460.

Mensch $\frac{1}{615}$ — $\frac{1}{192}$ engl. Zoll[1]) [40,6 μ — 130,2 μ]

Durchschnitt beim männl. Geschl. $\frac{1}{352}$ engl. Z. [71 μ]

„ „ weibl. „ $\frac{1}{454}$ engl. Z. [55 μ]

Säugetiere $\frac{1}{1100}$ — $\frac{1}{192}$ engl. Zoll [22,7 μ — 130,2 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{561}$ engl. Z. [44 μ]

Vögel $\frac{1}{1500}$ — $\frac{1}{352}$ engl. Zoll [16,6 μ — 71,4 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{807}$ engl. Z. [30,9 μ]

Reptilien $\frac{1}{1000}$ — $\frac{1}{100}$ engl. Zoll [25 μ — 250 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{484}$ engl. Z. [51,6 μ]

Fische $\frac{1}{755}$ — $\frac{1}{65}$ engl. Zoll [33,1 μ — 384,6 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{222}$ engl. Z. [112,6 μ]

Insekten $\frac{1}{755}$ — $\frac{1}{200}$ engl. Zoll [33,1 μ — 125 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{419}$ engl. Z. [59,6 μ]

Bowman kommt auf Grund dieser Messungen zu dem Schlusse, dass „die Muskelfasern der Fische viermal dicker sind, als die der Vögel, welche die dünnsten von allen Tieren haben. Nächst den Fischen kommen die Insekten, dann die Reptilien endlich die Mammalia."

---

1) $1\ \mu = \frac{1}{25\,000}$ eines englischen Zolles.

Inwieweit die Messungen, die Bowman von den verschiedenen Tierklassen angegeben hat, richtig sind, kann ich nicht beurteilen, da ich ähnliche Untersuchungen nicht angestellt habe, doch kam in neuerer Zeit Mayeda [1]) zu demselben Resultate. Was aber die Angaben Bowman's über die Muskelfasern des Menschen betrifft, so entsprechen sie gewiss nicht den thatsächlichen Verhältnissen, was weiter unten noch ausführlicher erläutert wird. Jedenfalls muss ich auf einen Umstand aufmerksam machen, der bei allen vergleichenden Messungen eine wesentliche Bedeutung hat, bisher aber noch nicht gewürdigt wurde, dass es nämlich in hervorragender Weise darauf ankommt, welche Muskeln man zum Vergleiche wählt. Die Richtigkeit dieser Behauptung werden die beiden folgenden Tabellen auf den ersten Blick beweisen.

Durchmesser der Fasern des Diaphragma

vom Menschen:	a) vom kräftigen Individ. 57,5 μ
	b) vom schwächlichen Individ. 17,5 μ
	c) vom 6monatl. Embryo 7,5 μ
vom Kaninchen:	25 μ.

Durchmesser der Fasern des M. rectus sup.

vom Menschen:	a) vom kräftigen Individ. 17,5 μ
	b) vom schwächlichen Individ. 12,5 μ
	c) vom 6monatl. Embryo 5 μ
vom Kaninchen:	25 μ.

Wählt man also beispielsweise das Diaphragma zum Vergleiche, so würde sich ergeben, dass die Muskelfasern des Menschen etwas mehr als doppelt so dick sind, als die des Kaninchens [57,5 μ : 25 μ]. Fällt aber die Wahl auf den geraden Augenmuskel, so bekäme man das grundverschiedene Resultat, dass die Fasern beim Menschen ebenso dick sind, wie beim

1) Mayeda, Zeitschrift für Biologie. Bd. 27. pag. 119.

Kaninchen [17,5 μ]. Ähnlich ergeht es beim Vergleiche der Muskulatur des 6 monatlichen Embryos mit der des Erwachsenen. Während beim letzteren die Fasern des Diaphragmas ca. 8 mal so dick sind, wie beim 6 monatlichen Fötus, sind die Fasern des M. rectus sup. nur $3^1/_2$ mal so dick. Ganz ähnlich verhält es sich auch mit dem Beispiel der Muskeln eines kräftigen und eines schwächlichen Individuums. Man erhält demnach auf diese Weise beträchtlich verschiedene Resultate und kann sich gänzlich falsche Vorstellungen bilden. Wie wir später sehen werden, bekommt man bei vergleichenden Messungen dicker Muskeln viel bedeutendere Differenzen, als bei dünnen Muskeln, was ja auch schon das oben angeführte Beispiel von Diaphragma und M. rectus sup. bestätigt, obwohl diese beiden Muskeln durchaus noch nicht die Extreme darstellen.

Es wurden aber auch Untersuchungen an den identischen Muskeln verschiedener Individuen derselben Species, und zwar vornehmlich am Menschen angestellt. Wir lesen darüber wieder in Köllikers Handbuch [1]: „Nach allem, was man weiss, zeigen sich bei Männern und Weibern, schwächlichen und kräftigen Menschen in der Dicke der Muskelfasern keine durchgreifenden Verschiedenheiten, dagegen möchte es leicht sein, dass hier die eine Endzahl, dort die andere die überwiegende wäre.“ Dagegen giebt Bowman an, dass die Muskelfasern des weiblichen Geschlechtes ca. um ein Viertel dünner wären, als die des männlichen Geschlechtes, „doch“, gibt er selbst zu, „wäre eine genauere Untersuchung in dieser Frage noch sehr wünschenswert.“ Schwalbe und Mayeda hingegen behaupten, dass sowohl Ernährung, als Geschlecht von wesentlichem Einflusse auf die Dicke der Fasern seien. Meine Messungen nun führen mich auch zunächst zu der Überzeugung, dass der Ernährung eine bedeutende Rolle bei der Entwickelung

1) pag. 186. Dasselbe in der Auflage von 1889.

der Muselfasern zukommt und ich verweise, um ein in dieser Hinsicht extremes Beispiel zu bringen, wieder auf die frühere Tabelle, in welcher das Diaphragma des kräftigen Individuums 57,5 μ in seinen Fasern mass, während derselbe Muskel, welcher dem Kadaver eines schwächlichen Individuums entnommen wurde, nur 17,5 μ dicke Fasern aufwies. Auch beim M. rectus sup. derselben Individuen zeigen sich noch beträchtliche Unterschiede, indem sich die Dicken der Fasern mit 17,5 μ und 12,5 μ gegenüberstanden. Daraus folgt nun mit zwingender Notwendigkeit, dass bedeutende Unterschiede der Muskelfaserdicke bei verschiedenen Menschen anerkannt werden müssen, denn es lässt sich über die Thatsache, dass derselbe Muskel bei dem einen Individuum $^2/_3$ bis 3 mal so dicke Fasern zeigt, als bei einem zweiten, nicht hinweggehen. An diese Thatsache in Verbindung mit der allbekannten Regel, dass schlecht genährte Menschen schon bei der Betrachtung durch die mangelhafte Entwickelung ihrer Muskulatur auffallen, werde ich noch späterhin als wichtiges Beweismittel einer von mir aufgestellten Behauptung erinnern.

Bowmans Angabe nun, dass beim weiblichen Geschlechte die Muskelfasern ca. um ein Viertel dünner wären, als beim männlichen, wird von Schwalbe und Mayeda durch ähnliche Resultate bestätigt und mag ja in den von ihnen untersuchten Fällen zugetroffen haben, doch ist dies dann ganz ebenso zu erklären, wie bei den eben angegebenen Unterschieden zwischen den beiden Individuen des männlichen Geschlechtes. Der physiologische Unterschied des Geschlechtes als solcher hat gewiss auf die Entwickelung der Muskeln keinen Einfluss, wenige Fälle, wie z. B. die Kehlkopfmuskeln ausgenommen. Nachdem aber in der Regel das „schwache Geschlecht“ nicht so sehr in die Lage kommt, seine Muskelkraft zu verwenden, wie dies beim männlichen Geschlechte der Fall ist, und es andererseits im Durchschnitt nicht die Körpergrösse und das Gewicht des

letzteren erreicht[1]), so dürften derartige Resultate gewiss häufig gefunden werden. Es ist dies aber dann, wie gesagt, auf diesen rein mechanischen Grund zurückzuführen. Im allgemeinen hat sicherlich der kräftige Mann dickere Muskelfasern, als das schwächliche Weib von gleicher Grösse, aber es lässt sich kaum bezweifeln, dass eine starke Frauensperson besser entwickelte Muskelfasern aufweisen wird, als ein schwacher oder schlechtgenährter Mann.

Diese Angaben beziehen sich selbstverständlich alle nur auf Individuen, welche ungefähr auf der gleichen Höhe der Entwickelung stehen. Wohl finden sich aber immer — und alle Autoren erkennen dies an — beträchtliche Grössenunterschiede der Muskelfasern bei verschiedenen Individuen aus ungleichen Entwickelungsstadien. Kölliker[2]) giebt darüber an, dass beim fünfmonatlichen Embryo die Fasern zum Teile fünfmal stärker sind, als bei dem aus dem 2. Monate. Beim Neugeborenen sollen sie grösstenteils zweimal, zum Teile selbst drei und viermal mehr messen, als im 4. oder 5. Monate, und beim Erwachsenen wieder ungefähr fünfmal mehr, als beim Neugeborenen betragen. Als Masse giebt er an:

beim 2monatlichen Embryo		$2{,}2\,\mu - 4{,}5\,\mu$
„ 4 „	„	$6\,\mu - 11\,\mu$
„ Neugeborenen		$12\,\mu - 15\,\mu - 19\,\mu$.

Im ähnlichen Sinne wie Kölliker sprach sich schon früher Bischoff[3]) aus, welcher die Rückenmuskeln verschieden grosser Embryonen untersuchte und eine konstante Zunahme bis zur Geburt fand und zwar auf Grundlage folgender Messungen:

---

1) Vergl. Vierordt, Daten und Tabellen, 1893, pag. 5 und Quetelet, Anthropometrie 1870, pag. 177.

2) Handbuch, pag. 210—212.

3) Bischoff, Entwickelungsgesch. 1842, pag. 449.

Embryo von 10‴ Länge:	0,00025—0,0003	Par. Zoll[1])		[6,75 μ — 8,1 μ]
1″ 3‴ „	0,00031	„	„	[8,37 μ]
1″ 9‴ „	0,00036	„	„	[9,72 μ]
2″ 7‴ „	0,00036	„	„	[9,72 μ]
6 Monaten:	0,0004	„	„	[10,8 μ]
Neugeborenes Kind:	0,0006	„	„	[16,2 μ]

Ganz im Gegensatz zu Bischoff hatte Valentin[2]) eine fortwährende Abnahme der Dicke mit dem Wachsen des Embryos konstatiert, wobei ihm die Halsmuskeln als Material dienten. Er kam schliesslich zu dem Resultate, dass die Fasern beim achtwöchentlichen Embryo eine Dicke von 0,0007 Pariser Zoll [= 18,9 μ], beim Neugeborenen aber nur von 0,00022 Pariser Zoll [= 5,0 μ] besitzen, während die Zwischenstadien gegen die Geburt hin ein stetiges Absinken aufweisen sollen. Doch sind Valentins Angaben, die in dieser Form ganz vereinzelt dastehen, um so weniger überzeugend, als seine Methode: — „Zerdrücken der Muskeln zwischen zwei Glasplatten" — nicht sehr Vertrauen erweckend ist. Eine Bestätigung der Angaben Valentins bis zu einem gewissen Grade giebt Felix, indem er zwar ein stetiges Wachsen des Durchmessers vom 4. Monate an zugiebt, aber andrerseits gefunden haben will, dass der Dickendurchmesser der Fasern aus verschiedenen Muskeln eines $2^1/_2$ Monate alten Embryos ungemein gross — zwischen 13 und 19 μ schwankend — sei. Er folgert, dass der Dickendurchmesser bis zum 3. Monate gewaltig zunimmt, dass in der Zeit zwischen dem 3. und 4. Monate ein beträchtlicher Abfall, und von da ab wieder eine stetige Zunahme eintritt.

Meine Untersuchungen über diesen Punkt erstrecken sich nur bis zum 4. Embryonalmonat, da ich leider aus Mangel an entsprechendem Material jüngere Stadien nicht mit einbeziehen

[1]) Ein Pariser Zoll = 27 mm.
[2]) Valentin, Entwickelungsgesch. 1835. pag. 269.

konnte. Vom 4. Monate an zeigen die Muskelfasern ein fortwährendes, wenn auch nur langsames und geringes Dickenwachstum bis zur Geburt.

Während die Querschnittsdurchmesser im 4. Monate 3,1—3,8 μ im Durchschnitte betragen, messen sie im 5. Monate 3,8—5 μ, im 6. Monate 5—7,5 μ, beim Neugeborenen ca. 7,5—8,1 μ. Es nimmt also der Dickendurchmesser der Muskelfasern nach meinen Messungen vom 4. Monate bis zur Geburt um etwas mehr als das Doppelte zu, und stimmt dies demnach mit der Angabe Kölliker's so ziemlich überein. Nicht aber kann ich Kölliker's Behauptung bestätigen, dass „die Fasern des Erwachsenen ungefähr fünfmal dicker sind, als beim Neugeborenen". Da gestalten sich die Verhältnisse viel komplizierter, und ich werde noch später des Ausführlichen darauf zu sprechen kommen. —

III.

Ich komme zum letzten Punkte unserer Betrachtung, dessen Klärung der eigentliche Gegenstand dieser Arbeit ist. Es drängt mich, an dieser Stelle, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Emil Zuckerkandl meinen innigsten Dank sowohl für die Anregung zu dieser Untersuchung, als auch für die nicht genug zu schätzende Unterstützung in der Ausführung auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Professor Dr. Ferdinand Hochstetter zu vielem Danke verpflichtet.

Die Fasern der verschiedenen Muskeln desselben Individuums zeigen nicht dieselben Querschnittsdurchmesser, sondern ergeben bedeutende Differenzen. Diese Thatsache wurde bis in die neueste Zeit nur sehr wenig gewürdigt. Grösstenteils ist es wieder nur die nackte Thatsache, die in manchen, durchaus nicht in allen Handbüchern erwähnt wird, obwohl ja doch dieses Verhalten der Muskeln höchst auffällig ist, und zu mancherlei Erwägungen Anlass giebt.

In den verschiedenen Handbüchern der Histologie finden sich in der Regel nur mit wenigen Worten und Zahlen die Schwankungen der Dickendurchmesser angedeutet. Die Werte variieren bei den einzelnen Autoren nicht unbeträchtlich. So sehen wir als Grenzwerte angegeben bei:

Toldt[1])	— 15 u. 50 μ
Schiefferdecker[2])	— 30,6 u. 65,7 μ
Stöhr[3])	— 15 u. 50 μ
Hoffmann[4])	— 12 u. 60 μ
Rauber[5])	— 30 u. 70 μ
Bowman[6])	— 40 u. 130 μ
Kölliker[7])	— 11 u. 67 μ
Ziegler[8])	— 15 u. 55 μ.

Nur Kölliker macht eine kleine Unterscheidung, indem er angiebt, dass „die Muskelfasern am Rumpfe und an den Gliedmassen ohne Ausnahme stärker sind, als am Kopfe (von 34 μ — 67 μ), wo namentlich die Antlitzmuskeln durch geringe Dicke (11 μ — 34 μ) ihrer Fasern sich auszeichnen". Grützner[9]) macht die ganz spezielle Angabe, dass die Erweiterer des Kehlkopfes viel dünnere Bündel haben, als die Verengerer, namentlich als diejenigen Fasern des M. vocalis, die in unmittelbarer Nähe des inneren Randes des Stimmbandes liegen. Das ist so ziemlich alles, was sich über den Gegenstand in der Litteratur bis auf

---

1) Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. 1888. pag. 88.

2) Schiefferdecker, Gewebe des menschlichen Körpers v. Behrens, Kossel und Schiefferdecker. II. Bd. pag. 116.

3) Stöhr, Lehrb. d. Histol. 1887, pag. 38, wahrscheinlich nach Toldt citiert.

4) Hoffmann, Lehrb. d. Anatom. d. Mensch. 1877. I. pag. 307.

5) Rauber, Lehrb. d. Anatom. d. Mensch. 1892. pag. 86.

6) Bowman, Cyclop. of Anat. and Phys. III.

7) Kölliker, Gewebelehre des Menschen.

8) Ziegler, Lehrb. d. allgem. u. spez. pathol. Anat. 1892. II. pag. 241.

9) Grützner, Recueil zoolog. Suisse. I. pag. 665.

die jüngste Zeit auftreiben lässt, und es ist jedenfalls auffallend, dass viele ausführliche Werke, ja selbst die Monographie Ranvier's[1]) über die Muskulatur mit keinem Worte dieser Verhältnisse erwähnen.

Erst in neuester Zeit haben sich Schwalbe und Mayeda eingehend mit dieser Frage beschäftigt, wie ich aus der, mir leider erst spät zu Händen gekommenen Arbeit ersehe. Doch differieren unsere Resultate in vielen Punkten nicht unwesentlich.

Aus meinen Untersuchungen, die sich hauptsächlich auf die Gewebe stützen, welche einem justifizierten, kräftigen Individuum aus den dreissiger Jahren einige Stunden nach der Hinrichtung entnommen, zunächst in Flemming'sche Lösung gebracht, dann der aufsteigenden Alkoholbehandlung unterzogen wurden, geht hervor, dass die oben angeführten Masse der verschiedenen Autoren zum grössten Teile den thatsächlichen Grenzwerten nicht entsprechen, was ja auch schon aus ihrer Verschiedenheit untereinander erhellt. Die Zahlen mögen ja für den einen Fall immer ganz zutreffend sein, es ist jedoch fraglich, ob die betreffenden Autoren auch immer die extremsten Muskeln für die Bestimmung der Grenzwerte gewählt haben.

Ich bekam aus dem oben angegebenen Materiale folgende Werte der typischen Fasern:

M. rectus superior	17,5 μ
M. frontalis	30 μ [atypische Fasern v. 10 u. 50 μ]
M. intercostalis internus	37 μ
M. temporalis	50 μ
M. palmaris brevis	50 μ
M. rectus abdominis	50 μ
Diaphragma	57,5 μ
M. tibialis anticus	62,5 μ

1) Ranvier, Système musculaire.

M. triceps 62,5 μ
M. gastrocnemius[1]) 62,5 μ
M. Longissimus dorsi 75 μ
M. gluteus maximus 87,5 μ [atypische Fasern v. 25 u. 100 μ].

Ich bin nun auch nicht ganz sicher, ob sich in dieser Muskelserie die extremsten Beispiele der Dickendifferenzen zeigen, und ob es nicht vielleicht Muskeln giebt, die noch dünnere Fasern besitzen, als der gerade Augenmuskel und noch dickere, als der M. gluteus maximus. Jedenfalls aber werden diese beiden Muskeln von andern kaum mehr viel in der einen oder anderen Richtung übertroffen werden und ich kann von diesem Standpunkte aus die Masse dahin zusammen fassen, dass die Muskeln eines in den dreissiger Jahren stehenden, kräftigen Mannes sehr verschieden dicke Fasern besitzen, deren Durchmesser zwischen 17 und 87 μ schwanken, wenn man nur die typischen Fasern in Betracht zieht. Nimmt man aber auch auf die atypischen Fasern Rücksicht, also auf jene, welche, wie ich sub I. ausgeführt habe, mit unter die typischen eingestreut, bald einen dickeren, bald einen dünneren Querschnitt haben, als diese, so ergeben sich Grenzwerte von 10 und 100 μ.

Solche bedeutende Unterschiede, regelmässig angetroffen, müssen ihren tieferen Grund haben und können nicht zufällige Ergebnisse sein. Ich will mich im folgenden bemühen, dem Grunde dieser Erscheinung näher zu kommen und ihre Bedeutung für die Physiologie der Muskulatur zu ermitteln.

---

1) Ich will an dieser Stelle kurz erwähnen, dass beim M. gastrocnemius die Faserquerschnitte ganz eigentümliche Bilder zeigten. Neben normalen Fasern fanden sich auch solche, die einen deutlichen Spalt aufweisen. Dieser ist kreisrund oder oval, so dass eine mittlere Scheibe und ein äusserer Ring gebildet wird. Die Scheibe ist etwas dunkler, als der Ring, welcher eine sehr ausgeprägte Radiärstreifung besitzt. Im Übrigen verweise ich auf die Abbildung dieser merkwürdigen Gebilde, die in gewisser Hinsicht an die Formen erinnern, welche die Muskeln auf ihrem Querschnitte nach Einwirkung von Essigsäure zeigen, sich aber von diesen wesentlich durch den konzentrischen Spalt unterscheiden.

Scheinbar liegt die Erklärung sehr nahe, die kräftigen Muskeln sind eben aus dicken, die schwachen aber aus dünneren Fasern zusammengesetzt. Das trifft nun, wenn man die frühere Tabelle, in welcher die Querschnittsdurchmesser der Fasern von den verschiedenen Muskeln des menschlichen Körpers angegeben sind, betrachtet, vollkommen zu. Und doch ist damit der Gegenstand durchaus nicht zur Genüge erklärt, wie folgende einfache Erwägung zwanglos lehrt.

Das Weber'sche[1]) Gesetz über die Arbeitsleistung eines Muskels sagt aus, dass die Hubhöhe von der Länge der Fasern, die Grösse des gehobenen Gewichtes vom physiologischen Querschnitt proportional abhängig ist. Nachdem nun die Arbeit das Produkt von Masse und Höhe ist, so ist sie auch proportional dem Produkte aus physiologischem Querschnitt und der Länge der Fasern oder dem Volumen des Muskels.

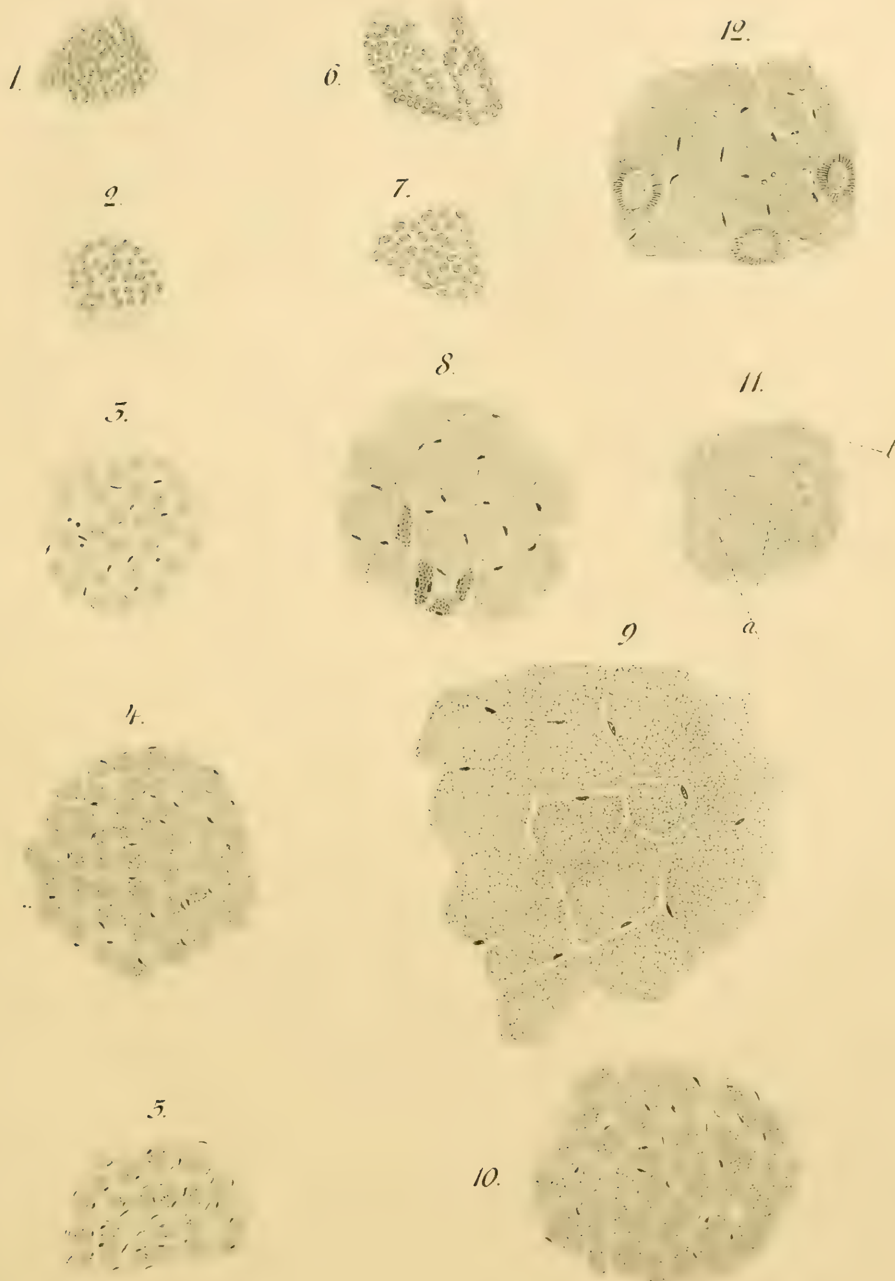
Nehmen wir nun bei unserer Betrachtung die Länge der zu vergleichenden Muskeln als gleich an und setzen wir dafür die Einheit, so können wir sie füglich vernachlässigen und können dann sagen: die Arbeit, die ein Muskel leisten kann, wird um so grösser sein, je grösser sein physiologischer Querschnitt ist. Es ist nun sofort einleuchtend, dass, wenn dieses Gesetz zutrifft — und es zweifelt heute niemand an dessen Richtigkeit — es für die Arbeitsfähigkeit eines Muskels von bestimmter Gesamtdicke vollkommen gleichgültig ist, ob er aus dünnen oder aus dicken Fasern zusammengesetzt ist. Es sind eben in dem einen Falle viel mehr Fasern nötig, um die Dicke des Muskels herzustellen, als in dem anderen, aber die Summe ergiebt in beiden Fällen den gleichen physiologischen Querschnitt. Ein geringfügiger Unterschied wird sich zwar in der Weise statuieren lassen, als ja

---

[1]) Ed. Weber, Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, III. Bd., 2. Abteilung.

von zwei Muskeln mit gleichem absoluten Querschnitt derjenige Muskel, welcher dünnere und infolgedessen auch mehr Fasern besitzt, dadurch, dass das Perimysium und das zwischen den Bündeln gelegene Bindegewebe einen gewissen Raum des Querschnittes einnimmt, immerhin einen mathematisch geringeren physiologischen Querschnitt haben wird, als der Muskel mit breiten Fasern. Aber diese Differenz ist eben so klein, dass sie bei unserer Betrachtung gewiss übergangen werden darf. Im allgemeinen kann man daher sagen, dass der physiologische Querschnitt nicht geändert wird, ob nun der Muskel dünne oder dicke Fasern besitzt, und dass infolgedessen auch seine mechanische Kraft in beiden Fällen die gleiche bleibt. Es wird demnach der M. biceps z. B. gewiss dieselbe Arbeit leisten, ob er nun aus dicken und verhältnismässig weniger Fasern besteht, wie dies in der That ist, oder ob er aus dünnen, aber entsprechend mehr Fasern bestände, wenn nur sein Volumen in beiden Fällen das gleiche ist. Wir kommen demnach zu dem Schlusse, dass die Dicke der Fasern für die Kraft eines Muskels von bestimmtem Volumen vollkommen gleichgültig ist. Trotzdem besteht aber ein wesentlicher Zusammenhang zwischen der Dicke der Fasern und der Stärke des entsprechenden Muskels. Zur Aufklärung dieser paradox klingenden Behauptung müssen wir aber etwas weiter ausholen.

Ich habe die Muskeln eines neugeborenen Kindes untersucht, ferner die eines 6-, 5—6-, 5- und 4monatlichen Embryos, und zwar des leichteren Vergleiches halber in der Regel dieselben Muskeln, von denen ich bis zu einem gewissen Grade nach ihrem Verhalten im erwachsenen Individuum grosse Differenzen erwarten durfte. Es sind dies die Mm. gluteus maximus und rectus superior, denen ich wegen der Kontrole noch irgend welche andere (M. biceps, M. sartorius, M. intercostalis internus, Diaphragma) anschloss. Die Masse, welche ich für die Querschnittsdurchmesser erhielt, sind folgende:



W. Schwarz del.
Lith. Anst. C. Voige, Göttingen.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden.

4 monatlicher Embryo	M. gluteus maximus 3,7 μ [Weismann'sche Fasern 17,5 μ]
	M. intercostalis int. 3,1 μ
	M. sartorius 3,1 μ
5 monatlicher Embryo	M. gluteus maximus 3,8—5 μ
	M. rectus superior 3,8 μ
	M. sartorius 3,8 μ
5—6 monatlicher Embryo [1])	M. biceps 7,5 μ [atypische Fasern 2,5 und 12,5 μ]
	M. rectus superior 5 μ
	Diaphragma 7,5 μ [atyp. Fasern 5 und 25 μ]
6 monatlicher Embryo	M. gluteus maximus 5 μ [atypische Fasern 2,5 und 7,5 μ]
	M. rectus superior 2,5—5 μ
	M. biceps 5 μ
	Diaphragma 7,5 μ [atypische Fasern 2,5—1,5 μ]
Neugeborenes Kind	M. gluteus maximus 7,5—8,1 μ
	M. rectus superior 7,5 μ
	M. biceps 7,5 μ

Wir sehen aus dieser Darstellung, dass die Schwankungen der Querschnittsdurchmesser im embryonalen Leben sich in unvergleichlich engeren Grenzen bewegen, ja dass sogar manche Muskeln, die in der späteren Entwicklung sehr bedeutende Unterschiede in der Faserndicke zeigen, im intrauterinen Leben ganz gleich dicke Fasern besitzen.

Während sich in den Präparaten des Erwachsenen (justifiz.) das Verhältnis zwischen der Faserndicke des M. rectus superior

---

1) Chromsäurepräparat. In Chromsäure, resp. Müller'scher Flüssigkeit quellen die Muskelfasern ziemlich beträchtlich auf, so dass man bei Messungen der Querschnitte höhere Werte erhält. — Knoll [Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Bd. 98. 1889. p. 463] behauptet im Gegensatz hinzu, dass die Müller-sche Flüssigkeit eine schrumpfende Wirkung auf die Muskelfasern ausübe.

und der des M. gluteus maximus wie 1 : 5 gestaltet [17,5 und 87,5 μ], ist beim 5 monatlichen Embryo das Verhältnis wie 1 : $1^1/_3$, beim 6 monatlichen Embryo im Durchschnitt wie 1 : $1^1/_2$, beim Neugeborenen fast wie 1 : 1, wo demnach die Fasern so ziemlich gleich dick sind, welch letztere Angabe sich auch in der Arbeit von Schwalbe und Mayeda bestätigt findet. Dagegen ist die beträchtliche Dicke der Fasern des Diaphragmas im Embryo auffallend. Beim Erwachsenen misst der Durchmesser beim Diaphragma 57,5 μ, beim M. gluteus maximus 87,5 μ, es ist also das Verhältnis ungefähr 1 : $1^1/_2$. Beim Embryo sehen wir merkwürdigerweise das Verhältnis umgekehrt, es hat das Diaphragma im 6. Monate dickere Fasern [7,5 μ], als der M. gluteus maximus [5 μ] und sie verhalten sich, wie $1^1/_2$: 1. Bei dem in Chromsäure gehärteten Embryo aus dem 5.—6. Monate messen zwar beide 7,5 μ, aber es ist zu bemerken, dass das Diaphragma viel dickere atypische Fasern [25 μ] besitzt, als der M. gluteus maximus [12,5 μ].

Es resultiert aus diesen Thatsachen gewiss das Eine, dass die Dicke der Fasern, welche wir in den Muskeln des späteren Alters finden, im Embryo nicht prädestiniert ist. Es tritt also erst nach der Geburt die auffallende Differenzierung der Fasern ein, und das legt jedenfalls den Gedanken nahe, dass der Beginn der Thätigkeit und die Ausbildung der Funktionen den Anstoss zu diesen Veränderungen der Muskeln giebt. Wir sehen im weiteren Verlaufe der Entwickelung, dass an die diversen Muskeln die verschiedenartigsten Anforderungen gestellt werden. Nicht nur, dass der Körper wächst und dadurch auch die einzelnen Teile schwerer werden, kommt es ausserdem noch zur Ausbildung der Funktionen, wofür namentlich die Extremitätenmuskeln schöne Beispiele geben. Es ist ganz klar, dass durch das Stehen, Gehen, Laufen, durch die koordinierten Bewegungen der oberen Extremitäten den Muskeln ganz mannigfache Arbeiten zugetraut werden, dass durch diese

neuen Funktionen nicht nur die Leistung der Muskeln gesteigert wird, sondern dass sie auch verschieden gesteigert wird.

Da die Gewichte wachsen, müssen auch die Muskeln dicker werden, denn sie müssen sich der Arbeit accommodieren. Ich habe schon früher bei der Besprechung des Weber'schen Gesetzes darauf hingewiesen, dass die Kraft des Muskels einzig und allein von seinem physiologischen Querschnitt abhängt. Es ist also unbedingt notwendig, dass, wenn die Lasten wachsen, die Muskeln dicker werden. Dass dies thatsächlich der Fall ist, davon kann man sich durch die blosse Betrachtung überzeugen. Es werden also die Muskeln dicker, und da die Lasten für die einzelnen Muskeln verschieden wachsen, wird auch ihre Dickenzunahme eine verschieden starke sein.

Wir sehen nun aber weiter aus dem Vergleiche der vorstehenden Tabelle mit derjenigen, welche die Kaliber beim Erwachsenen angiebt, dass auch die Muskelfasern sehr verschieden wachsen, und dass sie gerade in jenen Muskeln stärker wachsen, deren Funktion eine Steigerung erfährt, während sie bei den schwächer bleibenden Muskeln in der Dicke zurückbleiben. Es haben also die einzelnen Muskeln ganz verschiedene Wachstumsenergien ihrer Fasern und aus diesem Umstande sind die auffallenden Grössendifferenzen im erwachsenen Individuum zu erklären. Während die Fasern des M. gluteus maximus und des M. rectus superior beim Neugeborenen noch gleichmässig ungefähr 7,5 μ dick sind, misst beim Erwachsenen der Querschnittsdurchmesser einer Faser des M. gluteus maximus 87,5 μ, des M. rectus superior aber nur 17,5 μ, d. h. mit anderen Worten: Die Durchmesser der Fasern des M. gluteus maximus werden in derselben Zeit 11—12 mal so gross, die des M. rectus superior kaum $2^1/_2$ mal oder die Wachstumsenergie der Durchmesser ist bei den Fasern des M.

gluteus maximus ca. fünfmal so gross, als bei denen des geraden Augenmuskels.

Die einzelne Faser selbst aber wird, da ja die Fläche quadratisch zunimmt, beim M. gluteus ca. 144 mal so dick, während sie beim M. rectus sup. nur etwa $6^1/_2$ mal so dick wird, als sie beim Neugeborenen war. Es repräsentiert dies demnach einen Unterschied in der Wachstumsenergie um das 22 fache. (s. die Abbildungen.)

Diese wenigen Zahlen führen eine beredte Sprache und beweisen überzeugend, dass die Muskelfasern in ihrem Dickenwachstum sich der Arbeit accommodieren, dass also jene Muskeln, welche schwere Arbeit zu leisten haben, dickere Fasern bekommen — es lässt sich dies in der Tabelle genau für jeden einzelnen Fall verfolgen —, als die mit geringerer Funktion, so zwar dass umgekehrt aus der Dicke der Fasern auf die Zunahme der Leistung des betreffenden Muskels von der Geburt an geschlossen werden kann.

Die verschiedene Dicke der Fasern beim Erwachsenen ist aber zunächst nur ein Massstab für den Grad der Funktionssteigerung seit der Geburt. Dafür allerdings sind die Kaliber beinahe der mathematische Ausdruck. Damit wäre aber noch nicht gesagt, dass die Muskeln mit dickeren Fasern auch stärker sind, als die Muskeln mit dünnen Fasern, denn die Stärke hängt, wie ich schon wiederholt hervorgehoben habe, nur von der Dicke [respect. dem physiologischen Querschnitte] des ganzen Muskels ab. Nun sehen wir aber, dass es keinen dicken Muskel mit dünnen Fasern, keinen dünnen mit dicken Fasern giebt, so dass im allgemeinen eine Proportionalität zwischen Dicke des Muskels und seiner Fasern herrscht. Es ist daher im allgemeinen der Schluss gewiss gestattet, dass die starken Muskeln aus dicken, die schwachen aus dünnen Fasern zusammengesetzt sind. Es liesse sich allerdings folgende Erwägung dagegen geltend machen.

Wir beobachten nämlich bereits beim Neugeborenen eine Arbeitsleistung, denn das Kind bewegt die Augen, die Extremitäten, es athmet u. s. w. Es haben also die Muskeln schon hier sehr verschiedene Funktionen, indem die Widerstände, welche zu bewältigen sind, im jeweiligen Falle ganz andere sind. Dem entsprechend sehen wir aber auch schon beim Neugeborenen, dass die einzelnen Muskeln nicht nur, wie Theile [1]) nachgewiesen hat, verschieden schwer sind — denn dieses Moment könnte ja nur auf der ungleichen Länge beruhen —, sondern dass sie in der That schon verschiedene Dicken in jenen Stadien aufweisen. In Stadien also, wo, wie ich früher gezeigt habe, die Fasern selbst annähernd gleich dick sind, so dass die verschiedenen Dicken der Muskeln nicht auf ungleich starke Kaliber zurückgeführt werden können. Wir müssen also unbedingt annehmen, dass die Muskeln des Neugeborenen dadurch verschieden dick sind, dass die Zahl ihrer Fasern eine verschiedene ist. Es ist also für die spätere Dicke und Stärke der Muskeln nicht nur das Kaliber der Fasern massgebend, sondern auch die Grösse der Anlage des Muskels, respektive die Zahl der Fasern, wie sie sich beim Neugeborenen schon findet. Nehmen wir z. B. an, dass ein Muskel, der beim Neugeborenen nur halb so dick ist, wie ein anderer, postembryonal eine stärkere Wachstumsenergie aufweist, als dieser, so müsste er doppelt so dicke Fasern bekommen, um so dick zu werden, als der zweite. Es könnte also aus der grösseren Dicke der Fasern in diesem Falle nicht geschlossen werden, dass der erste Muskel der kräftigere sei, nachdem sie ja beide denselben physiologischen Querschnitt haben.

Es scheint nun aber — und darin liegt das Wesentliche — diese Einrichtung so getroffen zu sein, dass die im späteren

---

[1]) Theile, Nova acta der Kaiserl. Leop.-Carol.-Deutschen Akad. der Wissenschaften. Halle 1884.

Wachstum stärker in die Dicke wachsenden Muskeln, deren Dickenzunahme aber dann auf der Kaliberzunahme der einzelnen Fasern beruht, schon beim Embryo eine grössere Dicke besitzen, die aber hier durch die grössere Anzahl der Fasern bedingt ist. Es scheinen also diese beiden Momente sich gegenseitig zu unterstützen, indem die beim Embryo und Neugeborenen schon dickeren Muskeln auch späterhin an Dicke bedeutend zunehmen, während das Dickenwachstum der Fasern von Muskeln, welche beim Embryo zarter sind, auch späterhin nicht mit den ersteren gleichen Schritt zu halten scheint. Beliebige Beispiele wenigstens bestätigen dies. Nehmen wir z. B. den M. gluteus maximus. Obwohl er beim Erwachsenen so bedeutende Durchmesser seiner Fasern aufweist, sehen wir, dass er auch beim Neugeborenen eine bedeutende Dicke besitzt. Das Gegenteil ist beim M. rectus superior der Fall. Es ist also die Ausdrucksweise Theile's, dass die Muskeln des Kopfes im Wachstum den übrigen Muskeln voraus sind, nicht richtig, denn wir sehen, dass z. B. der gerade Augenmuskel beim Neugeborenen bedeutend dünner ist, als der M. gluteus maximus. Es kann also von einem „Voraussein" nicht die Rede sein. Nur wenn man zeigen könnte, dass es einen Muskel giebt, der schon beim Neugeborenen sehr dick ist und auf dieser Stufe der Dicke trotz des späteren allgemeinen Wachstums stehen bleiben würde, dann könnte man sagen, dass es Muskeln giebt, die bei der Geburt im Wachstum bereits vor sind und infolgedessen im postembryonalen Leben eine Dickenzunahme der Kaliber nicht mehr nötig haben.

Wir sehen also, dass die späteren Verhältnisse beim Embryo ihr Analogon haben, so dass dadurch die Proportionalität nicht umgestürzt wird. Es lässt sich daher mit Recht sagen, dass im allgemeinen die dicken, also starken Muskeln aus dickeren, die zarten und demnach schwächeren Muskeln aus dünneren Fasern gebildet werden.

Der scheinbare Widerspruch, auf den ich schon zu Beginn

der Erörterung hinwies und der darin besteht, dass ich einmal behaupte, es sei für die Kraft eines Muskels von bestimmter Dicke vollkommen gleichgültig, ob er aus dicken oder aus dünnen Fasern besteht, und dann wieder den Satz hinstelle, dass die starken Muskeln im allgemeinen dicke, die schwachen dünne Fasern besitzen, wird sich nun nach dem vorher Gesagten leicht aufklären lassen. Der starke Muskel müsste durchaus nicht aus dicken Fasern gebaut sein, denn eine vermehrte Anzahl dünner Fasern würde denselben Effekt bewirken; er hat aber in der That dicke Fasern, weil er ja, um stark zu sein, dick sein muss, und seine Dicke — abgesehen von der schon früher besprochenen Grösse seiner ursprünglichen Anlage — nur durch ein Dickenwachstum der Fasern zu stande gekommen ist.

Daraus nun, dass die Muskelfasern nicht in gleichmässiger Weise an Dicke zunehmen, erklärt sich auch meine frühere Behauptung, dass es beim Vergleiche der Fasern verschiedener Individuen oder Klassen wesentlich darauf ankommt, welche Muskeln man für die Untersuchung wählt, da ja die Fasern von schwachen Muskeln immer viel weniger ausgebildet sind, und daher die Variabilität des Querschnittsdurchmessers in weit engeren Grenzen liegt.

Auf die frühere Erwägung lässt sich z. B. auch die schon citierte Angabe Kölliker's zurückführen, dass die Fasern der Muskeln am Rumpfe und an den Gliedmassen stärker sind, als am Kopfe, wo namentlich die Antlitzmuskeln eine geringe Dicke ihrer Fasern aufweisen. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die meisten Muskeln des Kopfes eine viel kleinere Arbeit zu verrichten haben, als am Rumpfe und an den Gliedmassen, und dass gerade die Antlitzmuskeln einen verhältnismässig geringen Widerstand zu bewältigen haben. Die ersteren haben infolgedessen im allgemeinen eine geringere Gesamtdicke und in gleichem Sinne auch eine geringere Dicke der einzelnen Fasern, als die letzteren. Allerdings ist gegen Kölliker's

Behauptung, dass dies „ausnahmslos“ der Fall sei, zu protestieren; denn am Kopfe zeichnen sich die Kaumuskeln durch ziemlich bedeutende Stärke [50 μ], am Rumpfe wieder gewisse Muskeln, wie z. B. der M. intercostalis internus durch eine relative Zartheit [37 μ] der Fasern aus.

Schwalbe und Mayeda kamen nun in ihrer schon mehrfach angeführten Arbeit in manchen und zwar in den hauptsächlichsten Punkten zu anderen, vielfach diametralen Resultaten, und ich will zunächst auf eine Fehlerquelle aufmerksam machen, mit welcher die genannten Autoren gearbeitet haben. Schwalbe und Mayeda untersuchten 63 Muskeln des menschlichen Körpers, aber sie entnahmen sie verschiedenen Leichen. Damit ist der Grund für die ärgsten Täuschungen gegeben. Dieselben Autoren weisen in einem anderen Absatze der nämlichen Arbeit darauf hin, dass die Ernährung eine so hervorragende Rolle in Bezug auf die Kaliberverhältnisse spielt, und trotzdem übergehen sie diesen Faktor einfach damit, dass sie angeben, nur solche Muskeln gewählt zu haben, welche mikroskopisch keine Anzeichen von Atrophie boten. Als ob es nicht auch ausserhalb der Atrophie gewaltige Unterschiede in den Muskeln von verschiedenen Leichen geben würde. Eine Untersuchung der einzelnen Muskeln des menschlichen Körpers und ihre Vergleichung untereinander kann nur dann zu einem brauchbaren Resultate führen, wenn die Muskeln demselben Individuum entnommen wurden. Als auffallendstes Beispiel für den Grad der Täuschung, den eine derartige kombinierte Untersuchung liefern kann, möchte ich auf die Messung des M. gluteus maximus aufmerksam machen und auf die schwerwiegenden Schlüsse, die Schwalbe und Mayeda aus diesem Resultate ziehen. Nach dieser Messung beträgt der Durchmesser der Fasern des genannten Muskels im Mittel nur 38 μ und figuriert daher in der Reihenfolge nach den Kehlkopfmuskeln. Allerdings geben die Autoren zu, dass dieser Gluteus einem schlechtgenährten

Individuum entstamme. Aus meinen früher angeführten Messungen ergiebt sich aber, dass der M. gluteus maximus bei einem gesunden Menschen bedeutend dickere Fasern besitzt und zwar typische mit 87,5 μ, atypische mit selbst 100 μ breiten Durchmessern, so dass gerade der M. gluteus maximus die dicksten Fasern der von mir untersuchten Muskeln aufweist.

Sehen wir aber weiter, wie Schwalbe und Mayeda das von ihnen gefundene Kalibermass des M. gluteus maximus deuten. Es handelt sich um die Frage, ob die Grösse des Muskels Einfluss auf die Dicke der Fasern habe. Aus dem Befunde am Gluteus folgern sie natürlich, dass dies unmöglich ist, nachdem ein so dicker Muskel relativ so dünne Fasern aufweist. Ein weiteres Argument für dieselbe Behauptung erblicken sie in dem Verhalten der Kehlkopfmuskeln und des M. pyramidalis. Auch diese Beispiele jedoch können bei näherer Betrachtung nicht zu dem von den Autoren gewollten Schlusse führen. Ich habe zwar die Kehlkopfmuskulatur nicht ebenso systematisch untersucht, doch das eine ist sicher, dass die meisten Kehlkopfmuskeln verhältnismässig ziemlich dicke Muskeln sind, viel dicker jedenfalls als die geraden Augenmuskeln; es ist also durchaus berechtigt, dass sie auch dickere Fasern besitzen, als diese.

Noch weniger zutreffend ist das Beispiel des M. pyramidalis, dessen Fasern nach Schwalbe und Mayeda auffallend dick sind (54,5 μ). Doch darf man nicht übersehen, dass die Gesamtdicke dieses Muskels, wie aller rudimentärer Muskeln in so mannigfacher Weise wechselt, dass an eine Norm seiner Fasern gar nicht zu denken ist. Dafür giebt z. B. auch die von mir gefundene auffallende Dicke ein Beispiel, welche die Fasern des M. palmaris brevis in einem Falle besitzen, wo dieser Muskel zufällig sehr kräftig entwickelt war (50 μ). Es lässt sich also aus derartigen Befunden viel eher der entgegengesetzte Schluss ziehen, indem sie darauf hindeuten, dass die rudimentären

Muskeln dann, wenn sie gut entwickelt, also dick sind, grössere, wenn sie schlecht entwickelt und zart sind, kleinere Faserkaliber besitzen. Es würden also auch in diesem Falle dem dicken Muskel dicke, dem dünneren auch dünnere Fasern entsprechen.

Die letzte Angabe endlich, dass die Fasern des M. tensor tympani zwischen 8 und 24 μ schwanken, ist durchaus nicht beweisend. Denn wenn wir selbst den Fehler, dass diese Messungen wieder an ganz anderen Individuen gemacht wurden, als für diesen Muskel von wahrscheinlich geringerem Belange unberücksichtigt lassen wollen, so ist der Spielraum zwischen 8 und 24 μ doch so gross, dass man jede Deutung hinein legen kann.

Es ist also demnach Schwalbe und Mayeda nicht gelungen, stichhältige Gründe für ihre Behauptung, dass die Dicke der Muskeln keinen Einfluss auf die Kaliberverhältnisse der Fasern haben, zu erbringen, denn es beruhen ihre Schlüsse, wie ich nachzuweisen trachtete, auf irrigen Prämissen.

Zu gleicher Zeit bestreiten aber Schwalbe und Mayeda auch den Einfluss der Funktion und zwar in zweierlei Richtung. Erstens meinen sie, müssten die Augenmuskeln, welche in der Zeiteinheit so oft in Anspruch genommen werden, höhere Kaliber ihrer Fasern aufweisen, als dies thatsächlich der Fall ist.

Die Notwendigkeit dieser Forderung ist aber durchaus nicht ohne weiteres einzusehen.

Es sei mir hier gestattet auf den Begriff der Funktion, wie er für den Querschnitt in Betracht kommt, näher einzugehen. Das weitaus wichtigste Moment ist natürlich die absolute Kraft des Muskels. Derjenige Muskel hat eine grössere Funktion, der einen grösseren Widerstand zu bewältigen, ein grösseres Gewicht zu heben hat. Es wird demgemäss auch von einer Erhöhung des Gewichtes eine accommodative Vergrösserung des Querschnittes, also eine Erhöhung der Kraft zu erwarten sein.

In der That sehen wir ja auch, dass die Turner ihre Muskeln vornehmlich dadurch stärken, dass sie durch Erhöhung des Gewichtes die Funktion zu steigern trachten, sei es nun, dass dies direkt durch eine Belastung z. B. mit Hanteln geschieht, sei es aber, dass sie durch gewisse Übungen den einzelnen Muskeln einen grösseren Teil des Körpers zu tragen geben, als diesen eigentlich entspricht.

In zweiter Linie mögen noch andere Momente in Betracht kommen, deren Einfluss auf die Dicke der Muskeln aber noch nicht genügend erforscht ist. Dies ist vor allem die Geschwindigkeit, mit der ein Muskel eine gewisse Last zu heben vermag, denn wir müssen offenbar den Muskel für den stärkeren halten, der dasselbe Gewicht rascher zu heben imstande ist, und dann die Länge der Zeit, durch welche ein Muskel ein Gewicht zu halten vermag, indem wir auch hier dem Muskel die grössere Kraft zusprechen müssen, der das gleiche Gewicht länger zu tragen imstande ist, als ein zweiter. Diesen beiden Momenten dürfte ein Einfluss auf die Dicke der Muskeln wohl zukommen.

Nicht so einleuchtend ist aber die Behauptung Schwalbe's und Mayeda's, dass der Querschnitt von dem Umstande alteriert werden müsste, ob ein Muskel sich oft oder selten kontrahiert. Der Muskel erholt sich in der freien Pause und hat dann nur wieder das ganz gleiche Gewicht zu heben. Es ist also gar nicht einzusehen, warum ein verschiedenes Verhalten des Querschnittes zu erwarten wäre.

Dann verweisen aber Schwalbe und Mayeda wieder auf die Kehlkopfmuskeln, welche „wohl nicht viel grössere Kraftleistungen zu vollziehen haben, wie die Augenmuskeln", und trotzdem dickere Fasern besitzen.

Wie ich schon früher sagte, sind die Kehlkopfmuskeln viel dicker als die geraden Augenmuskeln. Das sicherste Merkmal für die Stärke eines Muskels, und nachdem die Stärke der Funktion entspricht, auch das beste Kriterium für den Grad

seiner Funktion ist aber zweifellos der physiologische Querschnitt, respektive, wenn wir uns der Bequemlichkeit halber wieder mit einiger Ungenauigkeit zu sprechen erlauben dürfen, seine Gesamtdicke. Es müssen also auch zweifellos die dickeren Kehlkopfmuskeln eine grössere Arbeit zu leisten haben, als die dünneren Augenmuskeln.

Man braucht hierbei nur an die ungemein leichte Beweglichkeit des Bulbus einerseits zu denken, andererseits aber an die grossen Widerstände, welche die Weichteile der Bewegung des Kehlkopfes entgegensetzen.

Es entsprechen demnach auch beim Kehlkopf den stärkeren Muskeln die dickeren Fasern, und es resultiert also gerade aus diesem Beispiele das Gegenteil dessen, was Schwalbe und Mayeda zu beweisen suchten.

Nachdem diese einen Zusammenhang des Fasernkalibers mit der Funktion des Muskels leugnen, suchten sie nach einer anderen Deutung dieser regelmässigen Verhältnisse und erklären die Verschiedenheit der Kaliber aus dem verschiedenen Wachstume der einzelnen Abschnitte des Körpers. Sie meinen nämlich, dass die Kaliber proportional mit dem allgemeinen Wachstume des betreffenden Körperteiles zunehmen, und finden eine Bestätigung darin, dass die Muskelfasern der unteren Extremität, welche ein stärkeres postembryonales Wachstum hat, als die obere, auch in der That dicker sind, als die Muskelfasern der oberen Extremität und dass diese letzteren wieder dicker sind, als die Fasern des Kopfes, welcher nach der Geburt weniger wächst, als die Extremitäten.

Darüber ist nun Folgendes zu bemerken. Die Beobachtung Schwalbe's und Mayeda's, dass die Muskeln je nach dem postembryonalen Wachstume des betreffenden Körperabschnittes dicker werden, ist vollkommen richtig, nicht aber die Deutung. Denn diese Verhältnisse sind gerade wieder ein Beweis für den Einfluss der Funktion, wie ich sofort erklären will.

Das Wachstum eines bestimmten Teiles — nehmen wir z. B. eine Extremität — hat doch einen direkten Einfluss nur auf das Längenwachstum des Muskels, auf seine Dicke aber erst sekundär dadurch, dass seine Arbeit gesteigert wird, denn durch das Wachstum wird das Gewicht der Extremität und ihrer Teile erhöht, und dann muss natürlich der Muskel sich accommodieren, und es wird die dem höheren Gewichte der zu bewegenden Masse entsprechende Zunahme in der Dicke des Muskels eintreten. Diese Veränderungen sind also auf rein funktionellem Wege entstanden und haben mit dem Wachstum als solchem direkt gar nichts zu thun. Wenn der Muskel nicht funktionieren müsste, dann würde er wohl unter dem direkten Einflusse des Wachstumes länger, aber nicht dicker werden.

Wir finden eine Bestätigung dafür auch in den Verhältnissen der Muskeln des Neugeborenen. Denn, wenn das Wachstum an und für sich die Dicke beeinflussen könnte, so müssten ja, da der Kopf beim Fötus viel stärker wächst, als der übrige Körper, die Kopfmuskeln z. B. die geraden Augenmuskeln beim Embryo und Neugeborenen viel dicker werden, als die übrigen Muskeln, was aber nicht der Fall ist. Es wäre auch, wenn die Theorie von Schwalbe und Mayeda haltbar wäre, absolut nicht zu verstehen, warum die Muskeln derselben Extremität so verschiedene Kaliber aufweisen, warum z. B. der M. palmaris longus so dünne Fasern hat, wie Schwalbe und Mayeda selbst angeben, nachdem er doch genau so mit der Extremität wächst, wie z. B. der M. flexor digitorum communis sublimis mit seinen viel dickeren Fasern.

Auch den Umstand, dass manche Extensoren dünnere Fasern besitzen, als die entsprechenden Flexoren, was in der That zutrifft und auch in den Wägungen Theile's zum Ausdruck kommt, wollen die beiden Autoren nach ihrer Theorie erklären und nehmen an, dass dies auf der bekannten charakteristischen Beuge-Stellung der Extremitäten in utero beruhe.

Sie sagen darüber folgendes: „Es wird also bis zur Geburt der Biceps kürzer, der Triceps länger sein, als in der späteren Streckstellung der Extremität und eine ähnliche Betrachtung gilt für Gastrocnemius und Tibialis anticus. Die genannten Streckmuskeln sind infolge dieser fötalen Verhältnisse zur Zeit der Geburt schon relativ gross, die Beugemuskeln noch relativ klein, woraus dann folgt, dass letztere von der Geburt an einen grösseren Wachstumskoeffizienten besitzen müssen.“ In ähnlicher Weise suchen die beiden Autoren auch für die übrigen Muskeln der Extremitäten die Erklärung zu geben und erblicken auch einen Beweis für die Richtigkeit ihrer Theorie in dem Umstande, dass die von Theile berechneten Wachstumskoeffizienten der betreffenden Flexoren in der That grösser sind, als die der Extensoren.

Doch ist dieser letztere Umstand für ihre Ansicht absolut nicht beweisend. Dass die relative Länge oder Kürze eines Muskels beim Embryo auf den Wachstumskoeffizienten von Einfluss ist, darüber kann kein Zweifel herrschen, da ja dieser ein Produkt von Dicken- und Längenwachstum ist. Das Längenwachstum mag nun durch solche embryonale Lageverhältnisse beeinflusst werden und nach ihm auch der Wachstumskoeffizient sich formulieren. Dass aber die Länge oder Kürze eines Muskels im Embryo auf die spätere Dicke des Muskels bestimmend einwirken soll, das ist eine Behauptung, die durch nichts gerechtfertigt ist.

Dass die Theorie aber hinfällig ist, dafür spricht schon das Verhalten des Gastrocnemius und Tibialis anticus, welches von Schwalbe und Mayeda merkwürdigerweise als beweisend angeführt wird, in Wirklichkeit aber ihre Ansicht vollkommen widerlegt. Der Fuss findet sich beim Neugeborenen stark dorsalflektiert.

Bei jungen Embryonen steht er allerdings in ausgesprochener Spitzfussstellung, bei der reifen, ausgetragenen Frucht jedoch

sehen wir ihn in der weitaus überwiegenden Mehrzahl — ich stütze mich hierbei einerseits auf die reiche Sammlung des Wiener anatomischen Museums, andrerseits auf die Erfahrung der Vorstände der geburtshilflichen Kliniken in Wien, der Herren Professoren Chrobak und Schauta — in einer exquisiten Dorsalflexion.

Es ist demnach der M. tibialis anticus der kürzere, der M. gastrocnemius der längere in diesem Stadium. Dementsprechend müsse der Tibialis ein stärkeres, der Gastrocnemius ein geringeres postembryonales Wachstum haben und infolgedessen auch nach der Ansicht Schwalbe's und Mayeda's der Tibialis die dickeren Fasern bekommen, der Gastrocnemius die dünneren. Wie sich aber aus ihren eigenen Messungen, ebenso wie aus meinen ergiebt, ist das Umgekehrte der Fall.

Ich untersuchte ferner zur Prüfung der Richtigkeit der erwähnten Theorie die Muskeln des Hüftgelenkes, den M. psoas und die drei Glutei [Sublimat — Pikrinsäure — Alkohol] und erhielt folgende Werte für den Faserndurchmesser:

M. gluteus maximus	45 μ
M. gluteus medius	35 μ
M. gluteus minimus	30 μ
M. psoas	32,5 μ

Es müsste also auch hier, nach Schwalbe und Mayeda, da sich das Hüftgelenk zur Zeit der Geburt in Beugestellung befindet, der Psoas als der am meisten verkürzte Muskel die dicksten, die Glutei aber dünnere Fasern besitzen, was aber durchaus nicht zutrifft; vielmehr scheinen auch hier wieder die Kaliber der Fasern nach der Stärke der Muskeln geordnet zu sein.

Es ist demnach die Theorie von Schwalbe und Mayeda nicht haltbar. In der That liegen ja die Dinge viel einfacher. Es ist doch nicht zu leugnen, und die Betrachtung der Leistungen der oberen Extremität erklärt dies auf den ersten Blick, dass hier den Beugern bedeutend höhere Arbeiten schon bei den gewöhn-

lichsten Funktionen zugemutet werden, dass die Strecker bei weitem nicht die Lasten zu heben haben, wie die Beuger. Ich halte es für unnötig, dies durch Beispiele zu illustrieren.

Mit der höheren Funktion, die also den Beugern ohne Zweifel zukommt, lassen sich die höheren Kaliber zwanglos und einfach erklären.

Dass trotz der zweifellos grösseren Arbeit der Fingerbeuger der M. flexor digit. comm. subl. keine dickeren Fasern hat, als der M. extensor dig. comm. — Schwalbe und Mayeda erblicken darin ebenfalls eine Stütze ihrer Annahme, „da die Handfläche beim Fötus nur wenig gegen die Volarseite des Unterarms flektiert ist,“ so dass beide Muskeln nahezu gleich lang sind — ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass dem einen Strecker zwei Beuger, die Mm. flex. dig. comm. sublimis und profundus gegenüberstehen, dass also hier die grössere Arbeit durch die Mitwirkung eines zweiten Muskels kompensiert wird, so dass es nicht zu einer besonderen Entfaltung des einen Muskels kommen musste. Das ist die natürlichste Erklärung, und es ist auch kaum eine andere Deutung zulässig.

IV.

Ich will nun schliesslich noch das Verhältnis der Muskelfasernkaliber zum Dickenwachstum des Gesamtmuskels kurz besprechen.

Es ist ein alter Streit in der Litteratur, ob es im postembryonalen Leben eine Neubildung von Muselfasern giebt, oder nicht. Während die Einen dies annehmen, behaupten die Andern, dass ein Dickenwachstum der Muskeln im extrauterinen Leben nur dadurch sich vollzieht, dass die einzelnen Muskelfasern dicker werden, und durch die Summierung der ganze Querschnitt wächst. Als hauptsächlichste Beweise wurden von beiden Seiten Zählungen angeführt. Für eine Vermehrung der Fasern tritt auf Grundlage seiner Zählungen vornehmlich

Budge[1]) ein, der seine Untersuchungen an Fröschen ausführte, welche aber, wie Riedel[2]) zeigte, durch die jährlich sich einstellende Neubildung der Muskelfasern nicht für derartige Zählungsversuche geeignet sind und leicht Täuschungen ergeben. Für ein blosses Dickenwachstum und keine Neubildung von Muskelfasern im postembryonalen Leben sprechen viele Zählungen, welche zuerst an Neugeborenen, dann am erwachsenen Tiere, respektive Menschen ausgeführt wurden und welche in den Abhandlungen von Deiters[3]), Hepp[4]), Aeby[5]), Kunkel[6]), Riedel[7]) u. A. sich beschrieben finden. Es zeigt sich in allen diesen Zählungen, dass, von individuellen Schwankungen natürlich abgesehen, beim erwachsenen Individuum keine grössere Anzahl von Fasern vorhanden ist, als beim Neugeborenen.

Ausser diesen Zählungen spielen aber in dieser Frage eine bedeutende Rolle die Margo-Paneth'schen Sarkoplasten und die Kölliker'schen Muskelspindeln, indem beide Gebilde von den betreffenden Autoren als Organe für die Neubildung von Muskelfasern gedeutet wurden. Was die Sarkoplasten betrifft, so schränkt Paneth[8]) diese ihnen ursprünglich von Margo[9]) gegebene Bedeutung schon selbst dahin ein, dass sie nur eine Neubildung im Embryo und im wachsenden Tiere verursachen. Übrigens wird jetzt nach den Arbeiten von

1) Budge, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre Bd. VI.
„ Zeitschrift f. rat. Mediz. Bd. IX und XI.
„ Archiv f. phys. Heilkunde. N. F. Bd. II.

2) Riedel, Untersuchungen aus dem anat. Inst. zu Rostock 1874.

3) Deiters, De incremento musc. observ. Diss. inaug. Bonn 1856.

4) Hepp, Die pathol. Veränderungen der Muskelf. Zürich 1853.

5) Aeby, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. IX.

6) Kunkel, Festschrift für A. v. Kölliker. Leipzig 1886.

7) Riedel, Untersuchungen aus d. anat. Inst. zu Rostock 1873.

8) Paneth, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 91. 1885.

9) Margo, Sitzungsber. Bd. 36 u. 39. — Denkschr. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. XX.

Mayer[1]), Barfurth[2]), Kowalevski[3]), Schaffer[4]) u. A. allgemein angenommen, dass es sich dabei viel eher um Zerfallsprodukte von resorbierten Muskeln handelt, und ist infolgedessen auch der Name Sarkoplasten der Bezeichnung Sarkolyten ziemlich gewichen.

Die Muskelspindeln spielen bis jetzt noch immer eine sehr zweideutige Rolle. Die Theorien von Kölliker[5]) (Muskelfasern, die in Teilung begriffen sind), Ranvier[6])-Kerschner[7]) (sensible Endorgane), Babinski[8]) etc. (Degenerationsstadien von Muskelfasern) und Golgi[9]) (Beziehung zum Lymphgefässsystem) stehen einander scharf gegenüber und jede findet immer wieder frische Verteidiger. Jedenfalls ist es nach alle dem noch sehr zweifelhaft, ob sie in der That eine Neubildung von Muskelfasern zu bedeuten haben.

Die Resultate der früher citierten Zählungen, die negative Rolle der Sarkoplasten, die mindestens zweifelhafte Bedeutung der Muskelspindeln — das sind Faktoren, welche den Zweifel berechtigen, ob es überhaupt eine Neubildung von Muskelfasern im postembryonalen Leben giebt.

Meine Untersuchungen sprechen theoretisch ebenfalls gegen eine derartige Annahme. Die Momente, unter deren Einwirkung es zum Dickenwachstum der Muskeln kommt, sind hauptsächlich in der Ernährung und in der Funktion gelegen. Der Einfluss der ersteren kommt deutlich an zwei verschieden kräftigen Individuen zum Ausdruck, der Einfluss

1) Mayer, Anatom. Anzeiger 1886.
2) Barfurth, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIX.
3) Kowalevski, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.
4) Schaffer, Anat. Anzeiger, Ergänzungsheft 1892.
5) Kölliker, Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. XII. 1863. p. 161.
6) Ranvier, Leçons sur le syst. nerv. 1878. p. 313.
7) Kerschner, Anat. Anz. 3. Jahrg. p. 126. 1888.
8) Babinski, Tagebl. p. 50. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte 1876.
9) Golgi, Archivio per le scienze med., Vol. V, Nr. 11, 1881.

der Funktion kann sehr gut an den verschiedenen Muskeln desselben Individuums studiert werden. Die vergleichenden Messungen, welche ich früher angegeben habe, geben für beide Fälle eine sehr befriedigende Erklärung.

Wir haben einerseits gesehen, dass die schlecht entwickelten Muskeln eines schwachen Menschen aus bedeutend dünneren (ca. $^2/_3$—3 mal dünneren) Fasern zusammengesetzt waren, als die kräftig entwickelten Muskeln eines Menschen, der in voller Gesundheit hingerichtet wurde. Den schwachen Muskeln entsprachen dünne, den starken dicke Fasern.

Wir haben anderseits den Beweis geführt, dass die infolge ihrer stärkeren Arbeit kräftig gebauten Muskeln dicke Fasern besitzen, die wenig leistenden und daher zarten Muskeln in demselben Individuum aber aus zarten Fasern bestehen. Es entsprachen wieder den starken Muskeln dicke, den dünnen wieder dünne Fasern.

Wir sahen also in beiden Fällen, dass die Dicke der Muskeln immer ganz parallel geht mit der Dicke der einzelnen Fasern, ja wir müssen notgedrungen sagen, dass die erstere in grösster Abhängigkeit steht von der letzteren.

Die Muskeln zeigen aber die kolossalen Differenzen in ihrem Dickenwachstum erst im extrauterinen Leben. Nun habe ich früher nachgewiesen, dass beim Neugeborenen alle Muskeln fast vollkommen gleich dicke Fasern besitzen, und dass erst in der späteren Entwickelung diese mit sehr verschiedener Wachstumsenergie an Dicke zunehmen. Es lässt sich nun ausnahmslos konstatieren, dass diese beiden Prozesse — Dickenwachstum des Muskels und Dickenwachstum der Fasern — ganz parallel gehen, das heisst, dass in denjenigen Muskeln, welche eine grössere Gesamtdicke erreicht haben, ebenfalls die Fasern dicker geworden sind, und umgekehrt, dass in den zarten Muskeln auch die Fasern in der Dicke zurückgeblieben sind.

Das lässt sich nur mit der Annahme erklären, dass die verschiedene Dicke der Muskeln bedingt ist durch ein verschiedenes Dickenwachstum der Fasern, dass also die Dicke der Muskeln von dem Wachstum der Fasern abhängig ist.

Denn würde die grössere Dicke eines Muskels bedingt sein durch eine Vermehrung seiner Fasern, so wären die bedeutenden Dickendifferenzen in den letzteren gar nicht zu verstehen, und man könnte keine Erklärung dafür geben, warum in so gesetzmässiger Weise immer die dicken Muskeln aus dicken, die dünnen aus zarten Fasern zusammengesetzt sind, zumal ja, wie ich schon früher nachzuweisen trachtete, es für die Kraft des Muskels ganz gleichgültig ist, ob er aus vielen dünnen, oder aus entsprechend weniger, aber dickeren Faser gebildet wird. Dass die kräftigen Muskeln durchgehends dickere Fasern besitzen, als die schwachen, hat eben seine Ursache nicht, wie man anzunehmen geneigt sein könnte, darin, dass sie von Natur aus schon aus dickeren Fasern gebaut sind, denn im Embryo giebt es diese Unterschiede nicht, sondern es wachsen die ursprünglich gleich gebauten Muskelfasern bei diesen unter dem Einflusse von Ernährung und Funktion viel stärker in die Dicke, um dadurch die nötige Vergrösserung der Muskelsubstanz zu erzeugen.

Es kommt noch ein Argument hinzu, das wesentlich für die Annahme spricht. Wenn die Vergrösserung des Gesamtmuskelquerschnittes wirklich von der Dicke der Muskelfasern abhängt, so muss, wie auch schon Kölliker[1]) gelegentlich andeutete, der Querschnitt des Muskels proportional mit dem Querschnitt seiner Fasern wachsen. Ich habe nun eine derartige Untersuchung vorgenommen und für den Vergleich den geraden Augenmuskel gewählt, der wegen seiner geringen Dimensionen und der gleichmässigen Anordnung

[1]) Kölliker, Gewebelehre des Menschen II. 1850.

seiner Fasern zu diesem Zwecke am geeignetsten ist. Ich mass die Querschnittsdurchmesser an den für die mikroskopische Untersuchung hergerichteten Schnitten und bekam folgende Ergebnisse:

Muskel vom	Gesamtdicke	Dicke der Fasern
6monatl. Embryo	1 mm	5 μ
Neugeborenen	1,5 mm	7,5 μ
Justifizierten	3,6 mm	17,5 μ
schwächl. Indiv.	2,5 mm	12,5 μ

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, wie die Muskeln vom Embryo an bis zu ihrer höchsten Ausbildung mit beinahe mathematischer Genauigkeit direkt proportional mit der Dickenzunahme ihrer Fasern wachsen, indem der Querschnitt des ganzen Muskels in dem Verhältnisse von 1 : 1,5 : 2,5 : 3,6 zunimmt, während wir zu gleicher Zeit ein Dickenwachstum der Fasern nach der Proportion 5 : 7,5 : 12,5 : 17,5, also in genau demselben Verhältnisse beobachten. Diese Thatsache ist von so zwingender Beweiskraft, dass den blossen Zahlen eigentlich nichts mehr hinzugefügt zu werden braucht.

Es kann nach dem bisher Gesagten gar kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass das Dickenwachstum der Muskeln in ganz hervorragender Weise von dem ihrer Fasern abhängig ist, und dass alle anderen Faktoren, selbst wenn solche wirklich in Betracht kommen sollten, wofür aber bis jetzt kein halbwegs annehmbarer Beweis erbracht ist, nur eine ganz minimale Bedeutung besitzen können. Denn die Kaliberzunahme der Fasern reicht allein vollkommen aus, um das Dickenwachstum des Gesamtmuskels herzustellen, so dass dieses — um reserviert zu sprechen — mindestens zum weitaus

überwiegenden Hauptteile als ein Produkt der Dickenzunahme der Fasern selbst angesehen werden muss.

Zusammenfassung.

1. Man muss die Fasern eines Muskels in Bezug auf ihre Kaliber in typische und atypische einteilen. Die typischen sind die an Zahl weitaus überwiegenden und besitzen ein gleiches, bestimmtes Kaliber. Die atypischen sind ohne Regel zwischen die ersteren eingestreut und sind bald dicker, bald dünner, als diese. Es kommen dadurch in einem und demselben Muskel Schwankungen des Querschnittsdurchmessers der einzelnen Fasern um das fünffache, beim Embryo sogar um das Siebenfache vor.

2. Es kommt bei vergleichenden Messungen der Muskelfasern von verschiedenen Individuen derselben oder anderer Spezies wesentlich darauf an, welche Muskeln man dem Vergleiche unterzieht, da hierdurch ganz verschiedene Resultate sich ergeben können. Man bekommt nämlich bei der vergleichenden Untersuchung dicker Muskeln viel bedeutendere Differenzen, als bei dünnen Muskeln.

3. Die Faserdicke identischer Muskeln schwankt bei verschiedenen Individuen nach dem Grade der Gesamternährung. Es wurden Unterschiede bis um das Dreifache beobachtet. Auch hier liegen die Differenzen bei den dünneren Muskeln in viel engeren Grenzen, als bei den dickeren.

4. Im Embryo zeigen die Fasern der einzelnen Muskeln desselben Körpers keine oder nur sehr geringe Dickenunterschiede. Die Muskelfasern werden vom 4. Embryonalmonate bis zur Geburt dicker und zwar wächst der Durchmesser in allen Muskeln ganz gleichmässig um das Doppelte. Von der Geburt an tritt aber ein sehr ungleichmässiges Dickenwachstum je nach der Funktionszunahme in den einzelnen Muskeln ein. Aus diesem Umstande ist zu erklären, dass die

Fasern in den verschiedenen Muskeln des Erwachsenen so bedeutende Unterschiede in der Dicke zeigen.

5. Als Grenzwerte für die Querschnittsdurchmesser ergaben sich 10 und 100 μ.

6. Mit der Dicke der Fasern wächst auch der Gesamtmuskel. Mit dem ungleichmässigen Dickenwachstume der ersteren eng verbunden ist daher auch die verschiedene Dicke der einzelnen Muskeln. Diese nimmt ganz proportional mit der ersteren zu. Dies kann auch durch die direkte Messung und Vergleichung von Muskelquerschnitt und Muskelfaserquerschnitt nachgewiesen werden (am einfachsten an einem geraden Augenmuskel). Die Dickenzunahme von der Geburt an hängt also von dem Kaliberwachstum der Fasern ab und es lässt auch aus der Stärke der Kaliber auf das Dickenwachstum des Muskels schliessen.

7. Die Dicke des Muskels als solche aber hängt auch noch von der Grösse seiner Anlage im Embryo ab, denn wir sehen schon bei diesem die einzelnen Muskeln verschieden stark entwickelt. Doch scheint die Einrichtung so getroffen zu sein, dass die beim späteren Wachstum dicker werdenden Muskeln auch schon beim Embryo die dickeren sind, so dass das Verhältnis zwischen dicken und dünnen Muskeln, wie es sich beim Embryo findet, durch das spätere Wachstum nicht umgestürzt wird. Es ist daher im allgemeinen der Satz gestattet, dass beim Erwachsenen die dicken Muskeln dicke, die zarten dünne Fasern besitzen und ebenso die weitere Folgerung, dass, da ja die Dicke des Muskels seiner Kraft entspricht, die starken Muskeln aus dicken, die schwachen aus zarten Fasern gebildet werden.

8. Für das Dickenwachstum der Muskeln im postembryonalen Leben reicht die Dickenzunahme der Fasern vollkommen aus. Einer Neubildung von Fasern kann, selbst wenn eine solche vorkommen sollte, was aber bis jetzt noch durchaus nicht erwiesen ist, nur eine untergeordnete Bedeutung für das Dickenwachstum der Muskeln zukommen.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—5. Querschnitte durch den M. rectus superior.
Fig. 1. Vom 5monatl. Embryo.
Fig. 2. „ Neugeborenen.
Fig. 3. „ schwächlichen Individuum.
Fig. 4. „ kräftigen Individuum.
Fig. 5. „ Kaninchen.
Fig. 6—10. Querschnitte durch den M. gluteus maximus.
Fig. 6. Vom 5monatl. Embryo.
Fig. 7. „ Neugeborenen.
Fig. 8. „ schwächlichen Individuum.
Fig. 9. „ kräftigen Individuum.
Fig. 10. „ Kaninchen.

Fig. 11. Querschnitt durch den M. frontalis, Stelle mit vielen atypischen Fasern. t = typische Kaliber, a = atypische Kaliber.

Fig. 12. Querschnitt durch den M. gastrocnemius. a = eigentümliche, auf pag. 282 beschriebene Bilder.

Sämtliche Bilder sind bei Hartnack, Object. 8, Ocul. 3 gezeichnet.

VI.

EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNG

ÜBER DIE

REGENERATION DER KEIMBLÄTTER

BEI DEN

AMPHIBIEN

VON

DIETRICH BARFURTH

IN JURJEW (DORPAT).

Hierzu Tafel XV bis XVIII.

Bis vor wenigen Jahren beschäftigten sich alle Untersuchungen über Regeneration [1]) wesentlich mit der Wiederherstellung verloren gegangener, resp. operativ entfernter Organe oder Gewebe erwachsener Tiere, während frühere Entwickelungsstadien wenig oder gar nicht berücksichtigt wurden. Im letzten Decennium hat dann besonders Fraisse (40) auch die Larven von Amphibien zu Studien benutzt und dadurch neue wichtige Thatsachen, z. B. die Regenerationsfähigkeit der Chorda dorsalis bei den Larven der Anuren aufgedeckt. Ich selber wurde dann durch Studien über die Regeneration der Chorda bei den Urodelen veranlasst, noch weiter rückwärts zu gehen und das Verhalten noch in der Eihülle befindlicher Larven vom Axolotl zu prüfen. Es stellte sich heraus, dass bei diesen ebenfalls echtes Chordagewebe [2]) regeneriert wurde,

---

1) Wenn ich hier und im Folgenden von „Regeneration“ schlechtweg spreche, so ist die „pathologische“, im Gegensatz zur „physiologischen“ gemeint. Über den Unterschied vergleiche man 3 a p. 113.

2) Weismann (37, p. 146, 147) gelangte durch theoretische Erwägungen zu der Ansicht, „dass die Chorda in früherer Zeit der phyletischen Entwickelung regenerationsfähig war und dass sie diese Fähigkeit erst sekundär verloren hat.“ Dieser Satz ist nach Fraisse's und meinen Befunden dahin einzuschränken, dass die Fähigkeit der Regeneration wenigstens für sehr junge Larven auch jetzt noch besteht, dass also ausser den unleugbaren phyletischen Einflüssen jedenfalls auch die von mir präcisierten ontogenetischen Verhältnisse massgebend sind. Im übrigen teile ich Weismann's Anschauungen über diesen Punkt durchaus. Sie gipfeln darin, dass die Regenerationsfähigkeit in vielen Fällen einer Rückbildung anheimfällt und dass diese sich am leichtesten erklären lässt durch die Annahme besonderer Regenerations-Determinanten, „welche verkümmern können, ohne dass ihr embryogenetischer Partner an dieser Rückbildung Teil zu nehmen braucht.“

dass die Muskelregeneration bei denselben eigentümlich verläuft etc., und mit Berücksichtigung der Erfahrungen an älteren Larven und erwachsenen Tieren stellte ich deshalb den Satz auf, „dass Modus und Produkt der Regeneration von den jeweiligen Entwickelungsstadien abhängig sind“ (5a, p. 483).

Auf der anderen Seite schuf Roux der ganzen Regenerationslehre dadurch eine ungeahnte Erweiterung und Vertiefung, dass er das Ei der Amphibien und seine ersten Entwickelungsstufen zu einschlägigen Experimenten verwandte. Die Versuche führten ihn zur wichtigen Entdeckung der Postgeneration, veranlassten ihn zu einer scharfen Sonderung der direkten von der regenerativen Entwickelung und liessen ihn unterscheiden zwischen einem Modus der Regeneration durch Neubildung und einem andern durch Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen.

Durch die erwähnten Untersuchungen sind uns demnach wertvolle Aufschlüsse über das Verhalten der ersten Entwicklungsstadien und des zum Ausschlüpfen bereiten Embryo in Bezug auf Regeneration gegeben. Es fehlen aber noch Erfahrungen über die Zwischenstadien, nämlich die Keimblätter und ihre ersten Derivate, deren Regenerationspotenz und -modus theoretisch wichtig ist. Denn obgleich Roux bei seinen grundlegenden Defektversuchen am Amphibienei auch die Gastrula (29, p. 463) berücksichtigte, und Kastschenko (20, p. 456) und Rückert (32, p. 84) an Selachierembryonen ähnliche Experimente anstellte, so verfolgten alle drei doch wesentlich andere Zwecke. Deshalb beschloss ich zunächst die Frage der Keimblätter-Regeneration einer speziellen Bearbeitung zu unterziehen, obgleich ich mir die Schwierigkeit dieses Unternehmens nicht verhehlte. Ebensowenig verhehlte ich mir die Aussicht auf geringe Anerkennung dieser Bestrebungen von seiten vieler Fachgenossen. Gar mancher wird fragen: Wozu die Regeneration von Gebilden untersuchen, über deren

Entstehung und Homologien noch so viel Unklarheit besteht? Diese Kritiker verweise ich auf unsere Erfahrungen an der Zelle: Die Definition der Zelle lautet jetzt wesentlich anders, als vor zwanzig und wieder anders als vor sechs Jahren und sie wird wohl auch nach weiteren zehn Jahren von der heutigen bedenklich abweichen. Trotzdem haben gerade die Regenerationsstudien über das Wesen der Zelle und die Funktion ihrer Teile sehr viel Licht verbreitet.

Als Objekt für meine Studien wählte ich zunächst das leicht zugängliche und verhältnismässig leicht operierbare Amphibienei, die pièce de resistance für die armen Leute, denen ein längerer Aufenthalt an der See durch Beruf und andere Fesseln unmöglich gemacht wird. Zur Herstellung von Wunden und Defekten bediente ich mich nach dem Vorgange von Roux einer Nadel oder feinen Lancette, in der letzten Zeit besonders eines nach meiner Angabe konstruierten keilförmigen Messerchens von V förmigem Querschnitt. An die Möglichkeit, Defekte durch Hitze oder chemische Mittel zu erzeugen, habe ich wohl gedacht und habe auch dahingehende Versuche angestellt. Da aber die Erfolge wenig befriedigten, kehrte ich zuletzt stets zu der angegebenen Methode zurück.

Durch die Verletzung des Eies erfolgt aus letzterem ein Austritt von Dotter oder Zellen, und dieses Material liegt dann in Gestalt eines grösseren oder kleineren Knollens, den Roux „Extraovat" genannt hat (29, p. 436), dem Ei dicht an, bleibt auch in den meisten Fällen mit demselben verbunden. Die Extraovate haben für die Regeneration der Keimblätter grosse Bedeutung und werden uns späterhin noch viel beschäftigen.

Bei den Eiern von Rana fusca verwertete ich öfter die Pflüger'sche Zwangslage (23, II.) zur Herstellung orientierter Verletzungen; Eier von Triton taeniatus und Siredon pisciformis fasste ich einzeln fest zwischen Daumen und Zeigefinger und operierte sie unter der Loupe. Später fand ich eine ein-

fache Methode auch Axolotleier in Zwangslage zu bringen und mit grösserer Sicherheit zu behandeln. Ich nahm die Eier möglichst bald nach dem Ablaichen von den Wasserpflanzen, an die sie vom Weibchen angeklebt werden, und legte sie einzeln auf Filtrierpapier. Das letztere entzieht der schon gequollenen Gallerthülle Wasser und fixiert dadurch das Ei in der Hülle so, dass die Drehung später, auch wenn man nach ca. $1^1/_2$ Stunden die Eier mit dem Papier in flache Glasschalen unter Wasser bringt, fast gänzlich unmöglich wird.

Konserviert wurden die Eier im Anschluss an die Methoden von O. Hertwig, O. Schultze und Roux durch Einlegen in Wasser von 80° C. für einige Minuten; statt des Wassers habe ich mich öfter auch der auf 80° C. erhitzten Chromessigsäure (Flemming) bedient. Die Weiterbehandlung der mit Extraovaten behafteten Eier muss mit grosser Sorgfalt geschehen, weil sonst diese nur locker oder durch einen Stiel mit dem Ei verbundenen Bildungen gelöst werden und dadurch gerade das für die mikroksopische Untersuchung Wichtigste verloren geht. Bei den mit Chromessigsäure fixierten Eiern lässt sich durch Nachbehandlung mit destilliertem Wasser und leises Schütteln die Gallerthülle nach ca. 24 Stunden in der Regel leicht entfernen. In der letzten Zeit habe ich mich aber durchweg der Blochmann'schen Methode zur Beseitigung der Gallerthüllen bedient. Die in den Apotheken käufliche Eau de Javelle habe ich aufs Dreifache verdünnt und dann die Eier in dieses Reagens gebracht. Die Gallerthülle löst sich in demselben — auf dem Brütofen schneller als bei Zimmertemperatur — und man kann zuletzt durch vorsichtige Bewegung des Glases den ganzen Rest der Gallerte entfernen; beständige Überwachung ist freilich nötig. Man mag übrigens Methoden anwenden, welche man will — Verluste von wertvollen Präparaten wird man immer in grosser Menge haben, weil die Extraovate so leicht abfallen. Die weitere Behandlung der Objekte geschah nach der Methode von

O. Schultze (36): Durchfärben mit Borax-Carmin, Alkohol, Terpentin, Paraffin. Eier mit Extraovaten lassen sich nicht so leicht mikrotomieren, wie normale Eier, weil die Konsistenz von Ei und Extraovat nie ganz gleich ist. Zur Konservieruug der Objekte in den Hüllen empfehle ich folgende Methode: Abtöten in Wasser von 80° C. und Einlegen in eine Mischung von Alkohol (125,0), Glycerin (25,0) und Wasser (350,0), die ich schon früher für Froschlarven verwandt habe. Solche Objekte eignen sich vortrefflich zur makroskopischen Demonstration und zum Zeichnen mit der Loupe, sind aber zum Mikrotomieren nicht geeignet.

Ein genaues Orientieren der Eier zur Erzielung bestimmter Schnittrichtungen, wie es z. B. von Born (9, p. 489), O. Schultze (36) u. a. angewandt wurde, war für meine Zwecke sehr oft unzulässig, auch nicht erforderlich. Denn es musste mir darauf ankommen, die Verbindungsstelle des Extraovats mit dem Ei möglichst günstig, d. h. in der Regel parallel der beide verbindenden Längenachse zu treffen und vor dieser Rücksicht mussten alle andern schweigen. Liess sich dieser Zweck bei reinem Sagittal- oder Transversalschnitt erreichen, so habe ich diese Richtungen bevorzugt.

Eine mutmassliche Regeneration von Keimblättern lässt sich natürlich nur an solchen Eiern studieren, die im Gastrulastadium operiert wurden. Da aber das bei den Operationen in der Regel entstehende Extraovat für die Frage der Keimblätter-Regeneration von grösster Bedeutung ist und eine genaue Kenntnis seines Baues und Verhaltens nur möglich ist, wenn man seine Bildung auch bei tieferen Entwicklungsstufen (Morula, Blastula) verfolgt, so habe ich mich bei den Versuchen nicht auf die Gastrula beschränkt, sondern alle Stadien berücksichtigt.

Roux, dem wir die Einführung der Anstech- oder Verletzungsmethode des Eies in die Entwicklungsmechanik ver-

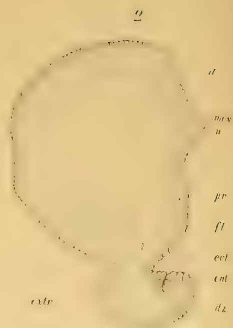
danken, hat die Folgeerscheinungen dieser Operationen schon in seinem ersten Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryo sorgfältig beschrieben (29). Es wird sich heraustsellen, dass ich seine Beobachtungen in allen wesentlichen Punkten nur bestätigen konnte und dass meine mikroskopischen Untersuchungen der Objekte für das von mir erstrebte Ziel nur ein Weiterbauen auf dem Fundament, das er geschaffen, darstellen.

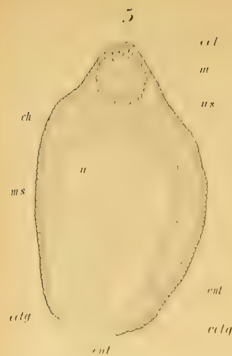
Die nach der Verletzung am Ei, speziell der Gastrula, auf tretenden Reaktionen lassen sich im allgemeinen in drei Gruppen bringen, die ich im Folgenden der Einteilung des Stoffes zweckmässig zu Grunde legen kann. Die durch eine Operation erzeugte Kontinuitätstrennung der Eiwand kann nämlich zuerst im einfachsten Fall durch eine Wundheilung per primam intentionem (Roux) repariert werden. Bei schwereren Verletzungen kann zweitens die Bildung eines Extraovats erfolgen, welches dann durch Postgeneration organisiert zu werden vermag. Endlich kann auch ein Defekt entstehen, der in günstigen Fällen später verschlossen wird, in anderen Fällen bis zur vollen Ausbildung des Embryo sich erhält (Roux, 29, p. 463 ff.).

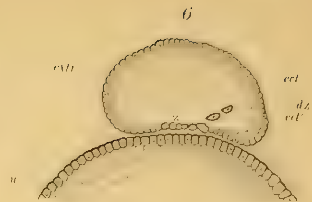
I. Die Reparatur von Verletzungen durch einfachen Wundverschluss.

Ist der angelegte Schnitt scharf linear und trifft er nur die schon ausgebildeten Keimblätter, ohne das Dotterlager zu verletzen, so legen sich in der Regel die Wundränder durch Elasticität zusammen und verkleben so glatt, dass man schon nach wenigen Stunden keine Spur von Verletzung mehr sieht. Hier kommt also durch gute Coaptation der Wundränder (Roux, 29, p. 476), wie bei Gewebswunden eine Heilung per primam intentionem zu Stande. Die glückliche Vereinigung der Schnittränder wird offenbar durch den Umstand begünstigt, dass die Elasticität im

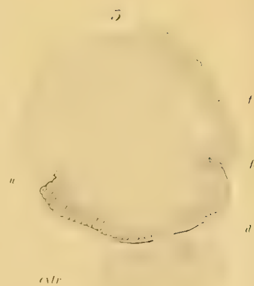

1
d
ect
mes
extr
ent
u
pr

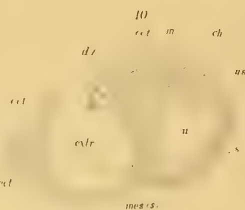

2
d
mes
u
pr
fl
ect
ent
dz
extr


3
ect
m
us
ch
u
ms
ent
ectg
ectg
ent

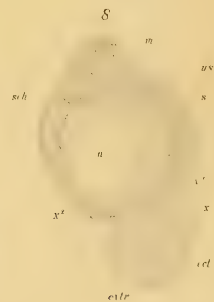

6
extr
ect
dz'
ect'
u

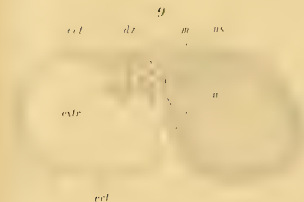

4
d
h
dz
d
dz
ect
ent
dsch
extr


5
t
fl
u
d
extr


10
ect
m
ch
dz
us
ect
u
extr
s
ect
mes(s.


7
dk
ect
ect
fl
sch


8
m
us
sch
s
u
x'
x²
x
ect
extr


9
ect
dz
m
us
u
extr
ect

Ektoderm am grössten ist. Zieht man das Instrument aus der Wunde zurück, so sieht man, wie die Ektodermränder eines nicht zu grossen Schnittes sofort wieder zusammenklappen, so dass die tiefer liegende weisse Schicht, das Entoderm, gleich wieder verschwindet. Diese grössere Elasticität des Ektoderms hängt zusammen mit der schnelleren Entwicklung, der protoplasmatischen Natur seiner Zellen und dem festeren Zusammenschluss derselben durch Vereinigung möglichst grosser Flächen, die durch die prismatische Form der Elemente begünstigt wird. Die Zahl solcher spurlosen Verheilungen operierter Eier ist sehr gross; hat man eine Anzahl Eier in oben beschriebener Weise operiert, so findet man fast stets einzelne, bei denen der Austritt von Zellen minimal ist, bei denen weder Extraovat noch Defekt entsteht und die nach kurzer Zeit die Wunde heilten. Da hierbei eine eigentliche Regeneration nicht stattfindet, so theile ich nur zwei solcher Beobachtungen mit.

Nr. 14 (des Tagebuches), 2./5. 1892, 12^{00}; Rana fusca, Gastrula, über den dorsalen Urmund angeschnitten. Von 16 Eiern zeigten nach 6 Stunden 2 keine Spur einer Verletzung.

Nr. 90, 15./12. 1892, 6^{00}, Siredon pisciformis. 10 Gastrulae am dunklen Pol operiert. Extraovat gering. Bisher waren die Eier bei 12° C. in einem kühlen Raum gehalten worden, wurden dann nach der Operation auf einen hohen Schrank in einem ermärmten Zimmer gestellt, wo die Temperatur 24° C. betrug. Am 16./12. 7^{00} haben 9 Eier ohne Spur von Extraovat die Rückenwülste fast geschlossen, ein Embryo war monströs entwickelt. Von den normal entwickelten 9 Embryonen wurden 4 in einer Mischung von Chromessigräme und konz. Sublimatlösung ãa konserviert und einer mikrotomiert. An den 270 Schnitten der Serie ist keine Spur einer Verletzung oder Narbe zu finden. Auch die Kontinuitätstrennung der Dotterhaut, die nach O. Schultze mit der innersten Hüllschicht fest verlöthet ist, war vollkommen durch Verschmelzung der Ränder repariert.

II. Entstehung und Organisation des Extraovats; Postgeneration der Keimblätter; Intraovat.

Sind die angelegten Traumata nicht glatt und linear, sondern tragen sie mehr den Charakter einer Zerreissung, so erfolgt die Heilung nicht so einfach. Solche Zerreissungen finden wegen der Weichheit der Eiwand häufig statt, auch wenn ein glatter scharfer Schnitt beabsichtigt war. Ich habe sie aber in den meisten Fällen absichtlich erzeugt, um die Gastrulae zur Entfaltung ihrer regenerativen Potenz zu zwingen; zu demselben Zwecke stellte ich mit dem Keilmesser auch Excisionen her, durch welche kleine Lappen von mehr oder weniger keilförmiger Gestalt aus der Eiwand herausgeschnitten wurden.

Die Folgen solcher Verletzungen sind nun mehr oder weniger kompliziert, da sie nicht nur abhängig sind von der Art und Grösse der Wunde, sondern namentlich auch von der Stelle des Eies, die getroffen wurde und von der Art und Weise, wie das Instrument aus der Wunde und der Gallerthülle zurückgezogen wird. Erfolgt nämlich dieses Zurückziehen langsam und vorsichtig, so dass der Stichkanal rückwärts wieder passiert wird, so tritt auch das Material, welches das Extraovat bildet, langsamer und in kleinerem Volum aus, als wenn man dabei schnell und ohne Schonung verfährt. Die zahllosen Möglichkeiten und thatsächlich eintretenden Einzelfälle, die durch Kombination der oben charakterisierten Faktoren entstehen können, kann und will ich nicht verfolgen. Es genügt die typischen Fälle zu besprechen, die sich ergeben, wenn die Keimblätter allein oder ausser denselben auch das Dotterlager durch die Verletzung getroffen wurde.

Werden durch die Verwundung die Keimblätter allein ohne das Dotterlager betroffen, so sind die Reaktionen verhältnismässig einfach. Es bildet sich an der Wundstelle ein kleines Extraovat, welches lediglich aus losgerissenen Zellen

der Keimblätter besteht, der Gastrula als kleiner Höcker aufsitzt und durch einen breiten Stiel mit ihm kommuniziert. Hier ist der einfachste Fall für die Notwendigkeit einer Regeneration der Keimblätter gegeben, falls eine solche überhaupt möglich und in dem Plane der regenerativen Entwicklung vorgesehen ist. Die mikroskopische Untersuchung solcher Fälle in verschiedenen Zeiten nach der Verletzung zeigt nun, dass eine Regeneration in der That stattfindet. Die Entstehung des Extraovats dieser Art wird durch Figur 1, Tafel XV, vorgeführt. Über den Versuch berichtet das Tagebuch: „Nr. 46, Rana fusca, Gastrula, Urmund sehr klein, am 23./4. 1892, 11^{15} im untern Drittel über dem Urmund quer durchstochen". Es entstanden zwei kleine Extraovate am Ein- und Ausstich und das Ei wurde nach $7^1/_2$ Stunden konserviert. Der abgebildete Transversalschnitt hat das Centrum des einen Extraovats getroffen. Die drei Keimblätter (ect, mes, ent) sind deutlich, nach rechts vom Extraovat (extr), d. h. in der Mitte der dorsalen Wand sind die Keimblätter in eigentümlicher Weise ohne Spalt zusammengedrängt. Man könnte diese Partie, die sich in der Serie weiter verfolgen lässt, mit O. Schultze, Minot, A. Johnson und Erlanger[1]) als Primitivstreif deuten; da aber wegen des doppelten Extraovats Zellverschiebungen in der Eiwand unvermeidlich waren, so wird man gut thun, diese Deutung mit aller Reserve zu geben. Das Extraovat setzt sich zusammen aus Zellen aller drei Keimblätter; seine Verbindung mit dem Innern des Eies gleicht einer offenen Bruchpforte, durch die noch vor kurzer Zeit losgerissene Zellen der Eiwand in das Extraovat eintraten. Bei der Konservierung freilich, $7^1/_2$ Stunden nach der Verletzung, hörte der Zufluss von Zellen auf. Eine Organisation der Zellen im Extraovat, wie wir sie später treffen werden, hat hier nicht stattgefunden, was wohl

---

1) Born, Erste Entwickelungsvorgänge. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 1891, pag. 510.

in der Kleinheit der Extraovats seinen Grund hat. Dagegen fällt auf, dass diese Zellen des Ektoderms und — weniger deutlich — auch die der andern Keimblätter sich an der Basis des Extraovats direkt in die Wand desselben fortsetzen.

Dieselbe Beobachtung macht man an den übrigen Schnitten der Serie. Das Ende dieses Prozesses sieht man an entsprechenden Objekten, die etwas später nach der Verletzung fixiert wurden. So zeigt sich bei einer Siredon-Gastrula, die 10 Std. nach der Operation konserviert wurde (Nr. 11), dass die Schichten der Eiwand sich kontinuirlich bis zum Gipfel des Extraovats erstrecken, so dass das letztere gewissermassen nur eine Ausstülpung des Eies ist. Dabei setzt sich ganz genau Ektoderm in Ektoderm, Mesoderm in Mesoderm und Entoderm in Entoderm fort; eine Vermischung der Keimblätter oder ein Uebergang des einen in das andere findet nicht statt. Beim weiteren Wachstum des Eies wird diese Kuppel durch Ausdehnung der Eiwand nivelliert und man sieht keine Spur des angelegten Traumas mehr.

Man wird nun hier die Frage aufwerfen: Was ist aber aus den isolierten, durcheinander gewürfelten Zellen des Extraovats geworden? Die Beantwortung dieser Frage will ich verschieben, bis ich zunächst noch weitere Beobachtungen mitgeteilt habe.

Grössere Extraovate bilden sich, wenn bei der Verletzung das Dotterlager mitgetroffen wurde, wie schon Roux bemerkte. Mit fortschreitender Ausbildung der Keimblätter nimmt die Spannung in der Eiwand zu; ich schliesse dieses erstens aus der Heftigkeit, mit welcher bei diesen Verletzungen Zellen- und Dottermaterial aus der Wundpforte hervorschiesst und zweitens aus der Thatsache, dass sich nach dem ersten Extraovat sehr bald in der Regel noch ein sekundäres und oft noch ein tertiäres bildet.

Für das angelegte Trauma haben diese Extraovate zunächst dieselbe Bedeutung wie der Schorf für eine Gewebswunde; sie bilden einen provisorischen Verschluss. Wenn durch den Substanzaustritt die Spannung der Eiwand so weit herabgesetzt ist, dass das Gleichgewicht zwischen dieser Spannung und dem Druck des Extraovats erreicht wurde, so kann ein weiterer Austritt von Eimaterial nicht erfolgen, und das Ei kann die bisher latente Fähigkeit zur Reparatur der Störung entfalten. Diese Fähigkeit ist nun so ausserordentlich, dass sie oft an's Metaphysische streift und der Teleologie reichen Stoff bietet. Es bethätigen sich in jedem besonderen Falle „seiner Besonderheit angepasste Mechanismen“ (Roux 29c, p. 304, 305). Diese Anpassung kann nach Roux „nur durch zur Zeit noch unbekannte Korrelationen vermittelt werden, sei es nun, dass dieselben ausschliesslich oder vorwiegend beim Beginne der Re- und Postgeneration, bei der ersten Aktivierung von Idioplassonten oder auch noch in späteren Phasen der Bildung sich bethätigen“ (p. 305). Ich werde auch hier aus der grossen Zahl der möglichen Fälle nur wenige typische herausgreifen und diese etwas eingehender besprechen. Der Bau einer normalen Gastrula lehrt ohne weiteres, dass die Verletzung entweder wieder im Bereich der schon ausgebildeten Keimblätter über der dorsalen Urmundlippe oder an der entgegengesetzten Seite des Eies, wo die Differenzierung der Keimblätter noch nicht eingetreten ist, erfolgen kann; in beiden Fällen wird nach unserer Voraussetzung der Dotterkörper mit verletzt. Streng genommen sollten Versuche über die Regeneration der Keimblätter nur die ersterwähnten Fälle beruchsichtigen; die Berechtigung aber, auch die andern für diese Untersuchung heranzuziehen, wird sich bald ergeben. Wir werden finden, dass die Regeneration (Postgeneration) der Keimblätter in den meisten Fällen gewissermassen auf dem Umwege über das Extraovat bewerkstelligt wird, dass deshalb im wesentlichen das Verhalten des Extra-

ovats, weniger aber Ort und Grösse der Verwundung in Betracht kommt.

Fällt die Verletzung in den Bereich der differenzierten Keimblätter und sind Wunde und Extraovat nicht zu gross, so schliessen sich die Wundränder wie bei linearen Verletzungen nach einiger Zeit, das Extraovat wird abgeschnürt und sehr häufig bei der physiologischen Drehung des Eies verlagert. Dass es dabei doch in Zusammenhang mit dem Ei bleibt, hat seinen Grund in dem Verhalten der Dottermembran. Diese liegt schon im Eierstock dem Ei dicht an und wird bei der Passage durch den Eileiter (bei Rana) zunächst durch die „innerste Hüllschicht" (O. Schultze, 36, p. 213) verstärkt, die der Dotterhaut fest aufliegt und z. B. selbst beim Herausschneiden des Eies aus der Gallerthülle mit ihr verbunden bleibt (O. Schultze, 36, p. 210). Auf diese folgt eine mittlere äusserst lockere Schicht, die viel Flüssigkeit enthält und zuletzt die äusserste breite Schicht. Für uns kommt hier zunächst nur die Dottermembran mit der innersten, dünnen aber festen Hüllschicht in Betracht. Beim Anstechen oder Anschneiden der Eier erfolgt natürlich zuerst eine Kontinuitätstrennung der sämtlichen Hüllen, inklusive Dotterhaut. Nun tritt das Extraovat aus dem verletzten Ei aus und bildet den Knollen, der sich bis in die mittlere Hülle erstreckt, wo er in der hier reichlich vorhandenen Flüssigkeit wenig Widerstand findet und Kugelform annimmt. Dass das Extraovat nicht ganz aus der Gallerthülle überhaupt austritt, wird in der Regel durch schnellen Zusammenschluss der äusseren Hülle verhindert; zuweilen freilich geschieht der Austritt doch und wird dann so reichlich, dass der Tod des Eies die Folge ist. In der mittleren Hülle wird das Extraovat zunächst wohl nur durch die eigene Kugelspannung zusammengehalten; sehr bald aber bildet sich um dasselbe eine Hülle, die ganz der Dottermembran entspricht, unter Umständen auch noch von der innersten Hüllschicht bedeckt ist.

Diese Hülle des Extraovats entsteht wohl teilweise dadurch, dass das austretende Eimaterial die Dotterhaut mit der anhaftenden Schicht der Gallerthülle ausdehnt und vor sich herschiebt, theilweise aber durch eigene Thätigkeit (Sekretion) der Extraovatzellen. Die Dottermembran selbst fasse ich mit O. Schultze (36, p. 189) als echte Dotterhaut, d. h. Zellmembran auf, und es ist verständlich, dass auch das Extraovat die Fähigkeit besitzt eine solche zu bilden. In etwas späteren Stadien haben dann Ei und Extraovat eine gemeinsame Hülle (Dotterhaut), die den Stiel des letzteren wie eine Cravatte umschnürt (Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7) wird der Stiel späterhin dünner und legen sich endlich die Wundränder ganz zusammen, so schliesst sich die Cravatte fester, und bei der Abschnürung des Extraovats haben Ei und Extraovat getrennte selbständige Hüllen, nämlich die Dottermembran; beide sind aber ausserdem von einer gemeinsamen lockeren Hülle, die ich für die Fasern der innersten Hüllschicht halte, umschlossen (Fig. 1—4, 6, 7).

Aus diesen Thatsachen erklären sich einige eigentümliche Erscheinungen am Extraovat. Nach der Abschnürung liegt es von seiner eigenen Hülle umschlossen frei in der Nähe des Eies, wird aber durch die gemeinsame Hülle am Ei festgehalten. Letztere ist aber so locker, dass eine allmähliche Verschiebung des Extraovats möglich ist, wie sie schon O. Schultze beobachtete (35, p. 10); und wenn das Ei späterhin die physiologische Drehung ausführt, so wird das Extraovat in der entgegengesetzten Richtung verlagert; Ei sowohl wie Extraovat folgen dabei lediglich der Schwere (Figur 3, 12c). Während also die Extraovate in solchem Falle immerhin noch mit dem Ei verbunden sind, liegen sie keineswegs mehr am Ort ihrer Entstehung; wird nach der Konservierung die Eihülle entfernt, so geht natürlich das Extraovat mit. Abgeschnürte Extraovate dieser Art bleiben kürzere oder längere Zeit lebendig, gehen aber schliesslich alle ohne selbständige Entwickelung zu

Grunde. Ich habe auch grössere Extraovate mit dünnerem Stiel künstlich durch vorsichtiges Kneipen mit einer feinen Pincette vom Ei abgedrängt, um sie selbständig zu machen und die postgenerative Kraft in ihnen zu wecken; es trat aber keine Weiterentwickelung ein.

Wie aber geschieht in solchem Falle die Wiedervereinigung der Wundränder im Ei selber? Der Verschluss erfolgt auch hier trotz der unregelmässigen Ränder vorzugsweise durch die Elasticität der Eiwand, jedoch kommt hierbei auch eine aktive Zellwucherung, also eine Regeneration durch Neubildung von Zellen, wie bei der gewöhnlichen Gewebsregeneration, vor. Diese ist ohne Zweifel am stärksten beim Ektoderm. Da wo die Verwachsung der Wundränder stattfand, sieht man häufig einen Wulst, dessen Zellen durch stärkere Pigmentierung, Kleinheit und direkten Zusammenhang mit dem äusseren Keimblatt ihre ektodermale Herkunft beweisen. Mitosen sehe ich freilich nicht häufig und nur bei starken Vergrösserungen; ich schreibe das der Art der Konservierung zu, denn die angewandte Methode (Abtötung in Chromessigsäure von 80° C. bei diesen Präparaten) ist sehr günstig zur Erhaltung der Topographie, auf die es ja hauptsächlich ankommt, aber weniger gut zur Fixierung der Mitosen.

Wird bei der Operation der noch nicht gastrulierte Teil des Eies (ventral) verletzt und ist die Einstichöffnung nicht zu klein, so entsteht ein grösseres Extraovat, weil hier die noch wenig elastische Eiwand dem Austritt der Zellen aus dem verletzten Dotterkörper wenig Hindernisse bereitet. Auch diese Extraovate können abgeschnürt werden und zu Grunde gehen, sie können aber unter günstigen Umständen auch längere Zeit mit dem Embryo in Verbindung bleiben und durch Postgeneration organisiert werden. Ich berichte kurz über ein solches Präparat. „No. 4. Rana fusca, Gastrula, Urmund schon klein. 21/4. $9^{\underline{30}}$ (abends) 14 Eier am dunkeln Pol angestochen, davon

4 oben quer durchstochen. Am 22/4. 10^{45} fand sich bei allen ein grosses Extraovat, auf $^1/_6$—$^1/_4$ des Eies geschätzt. Der Urmund ist sehr klein, bei vielen nicht wahrnehmbar. Bei mehreren Eiern sind die Rückenwülste deutlich." Die Untersuchung eines der quer durchstochenen mikrotomierten Eies zeigt, dass sich an der Stelle des Einstiches eine Lücke im Ektoderm befindet, die noch nicht durch Zellwucherungen ausgeglichen ist; dass einzelne vom Dotterkörper losgerissene Zellen in der Urdarmhöhle liegen und zerfallen, dass aber aus andern Dotterzellen und Zellen der Eiwand an der Stelle des Ausstiches sich ein Extraovat gebildet hat, in dessen Aussenwand sich die Schichten der Eiwand fortsetzen, so dass dasselbe gewissermassen nur eine Ausstülpung der letzteren ist; dass endlich beim Zurückziehen der Nadel ein Fetzen der Eiwand in das Innere des Eies gerissen wurde und hier das eigentümliche Gebilde lieferte, welches ich Intraovat genannt habe (4). Dasselbe wird uns später noch beschäftigen. Das Ei selber hat sich zu einer vorgeschrittenen Gastrula mit Chorda dorsalis und zu beiden Seiten derselben liegenden Ursegmentanlagen des Mesoderms entwickelt, ungefähr dem von O. Schultze in Fig. 9—11 (33, Tafel XXIX) dargestellten Stadium entsprechend.

Die feineren postgenerativen Vorgänge im Extraovat habe ich am besten an etwas jüngeren Eiern beobachten können. Es ist von Wichtigkeit, dass die Extraovate im allgemeinen um so weiter in der Entwickelung zu gelangen pflegen, je jünger das Ei ist, von dem sie ausgingen. So erhielt Roux durch Operation des Froscheies nach Bildung der ersten Furche Extraovate, die sich zwar meist nicht, in wenigen Fällen aber wohl entwickelten und von welchen das höchst entwickelte sogar eine Entwickelungsstufe darstellte, die der Gastrula in den wesentlichsten Punkten entsprach (25a). In ähnlicher Weise erhielt ich durch Operation jüngerer Stadien hauptsächlich des Axolotleies, vom Vierzellenstadium bis zur Blastula, in

günstigen Fällen Extraovate, die eine eigentümliche Entwickelung durchmachten und einer Gastrula sehr ähnlich waren; weiter ging freilich die Ausbildung nicht. Eine so weitgehende Entwickelung derjenigen Extraovate, die von der ausgebildeten Gastrula gewonnen waren, habe ich unter den zahlreichen von mir untersuchten Eiern dieser Art viel seltener beobachtet. Da nun aber die Grundvorgänge bei der postgenerativen Entwickelung der Extraovate dieselben sind, so teile ich meine Befunde über dieselbe im Zusammenhange mit, wobei die Entwickelungsstufe des Eies, die dem Extraovat seinen Ursprung gab, zwar Erwähnung finden, aber auf die Darstellung selber ohne Einfluss bleiben soll.

Wie ich schon früher mitteilte (4), hat bereits Roux (25a) einen kurzen Bericht über seine Beobachtungen bezüglich des Extraovates der Froscheier gegeben. Ich werde im folgenden diese Beobachtungen vielfach zu verwerten Anlass haben.

Durch Operation von Froscheiern im Blastulastadium gewann ich grössere Extraovate, die zunächst durch eine mehr oder weniger weite kraterförmige Öffnung mit dem Innern des Eies kommunizierten und oft bis nach vollkommener Ausbildung des Embryo demselben anhingen. Solche Extraovate führen Fig. 2, 3, 4 vor. Über die Präparate, welche denselben zu Grunde liegen, sagt das Tagebuch: „No. 2, 21/4. 1892, Rana fusca im Blastulastadium, Pigmentrand an einer Seite sehr scharf, in der Gallerthülle mit einer Nadel angestochen. Zimmertemperatur 21 ° C.

a) Am dunkeln Pol operiert, 21 Eier, 1^{00}; Extraovat auf $^1/_{15}$—$^1/_8$ geschätzt, tritt in den Stichkanal der Gallerthülle ein, wirkt nachher wie ein Hebel auf das Ei, so dass viele den hellen Pol nicht nach unten drehen können. Nach 3 Stunden liegt bei der Mehrzahl der helle Pol seitlich, an der dem Extraovat entgegengesetzten Seite. Um 5 Uhr, also nach 4 Stunden,

ist bei 20 Eiern der Urmund mit dorsaler und ventraler Lippe deutlich, nur bei einem Ei bleibt es zweifelhaft, ob sich ein Urmund gebildet hat. (Letzteres war am 22/4., 10^{15}, unter den Erscheinungen der Framboisia minor [Roux, 29, p. 433] abgestorben). Am 22/4., 10^{15}, also nach 22½ Stunden, war der Urmund fast bei allen geschlossen, bei einigen waren die Rückenwülste deutlich. Die operierten Eier sind etwas in der Entwickelung zurückgeblieben, denn die Kontrolleier desselben Laichklumpens zeigen alle schon deutlich die Rückenwülste. Die Eier wurden dann in Chromessigsäure von 80° C. konserviert.

b) Am hellen Pol operiert, 19 Eier, 1^{15}. Lassen sich leichter anstechen. Die Mehrzahl der Eier liegt 4^{15} mit dem hellen Pol und seinem Extraovat nach unten. 5^{15} ist bei 9 Eiern die Stelle des Urmundes durch das weisse Extraovat eingenommen. Das ganze Ei selbst ist schwarz. Bei 7 Eiern ist der Urmund neben dem Extraovat normal entwickelt, bei 2 anderen liegt es im ausgebildeten Urmund; bei einem Ei liegt neben dem Extraovat eine helle Stelle (nicht entwickelter Urmund?). Am 22/4., 10^{30} ist das helle Extraovat fast überall erhalten. Einige Eier haben die Rückenfurche gebildet, 2 mit Framboisia minor.

c) Seitlich, d. h. zwischen dunkelem Pol und Pigmentrand operiert, 27 Eier, 12^{00}. Das Extraovat liegt 4^{30} fast bei allen Eiern seitlich. 5^{30}, d. h. nach 5½ Stunden, ist bei 25 Eiern der Urmund mit scharf begrenzter, tiefschwarzer, dorsaler und hellerer, verschwommener ventraler Lippe ausgebildet. Extraovat seitlich vom Urmunde. Bei 2 Eiern ist der Urmund nicht deutlich."

Aus diesen Aufzeichnungen geht zunächst hervor, dass die Eier noch im Blastulastadium waren, als sie operiert wurden, dass aber schon 4 Stunden nach der Operation bei fast allen Eiern der Urmund deutlich ausgebildet war; es war also das Übergangsstadium der Blastula zur Gastrula angestochen worden.

Das zur Gruppe 2a gehörige Ei (Fig. 4) hat ein sehr eigentümliches Extraovat. Der abgebildete Schnitt geht fast durch die Mitte desselben. Verfolgt man die Serie, so sieht man, dass dieses Extraovat nicht das einzige war, welches durch die Verletzung entstand, sondern dass ausser ihm noch ein kleineres, schon abgestorbenes neben der Einstichöffnung liegt. Das grössere sekundäre Extraovat beträgt dem Volum nach etwa $^{1}/_{3}$ des ganzen Eies; an einer Seite unten wird seine Kugelwölbung durch das primäre Extraovat eingedrückt, eine Vermischung beider hat aber nicht stattgefunden. Das erstere, in der Figur allein auftretende, sitzt mit breiter Basis dem Ei auf und ist mit demselben durch eine kraterförmige ziemlich enge Öffnung verbunden; durch dieselbe sind die Zellen der Eiwand und des Dotterlagers in das Extraovat gelangt oder, richtiger gesagt, haben dasselbe bei ihrem Austritt gebildet. Dieser Austritt erfolgt allmählich, ein Umstand, der vielleicht nicht ohne Bedeutung ist. Während nämlich das primäre Extraovat unmittelbar nach dem Zurückziehen der Nadel entstand, bildete sich das sekundäre erst später und verhältnismässig langsam. Schon oben deutete ich an, dass diese sekundäre und langsam erfolgende Bildung wohl mit der Entwickelung des Eies und der Spannungszunahme seiner Wand zusammenhängt; denn das Ei selber ist, wie schon der makroskopische Bericht lehrte, zur Gastrula ausgebildet, die sich von der normalen dadurch unterscheidet, dass infolge des starken Materialaustrittes die schon entwickelten Keimblätter nach innen zu Falten bilden (vgl. Fig. 2, 3) und die Furchungshöhle verschwunden ist. Das Extraovat selber hat nun grosse Ähnlichkeit mit einer Gastrula. Es ist nach aussen abgeschlossen durch eine einfache Lage platter pigmentierter Zellen (Deckschicht), unter welchen eine mehrfache (3—5) Schicht grösserer kubischer oder polygonaler Zellen von hellerer Färbung und mit ziemlich grossen Dotterkörnern versehen auftritt. Alle diese

Zellen bekunden durch ihren Pigmentgehalt und den festen Verband zu geschlossener Lage, sowie durch die deutlichen Zellgrenzen und die geringe Grösse ihre ektodermale Abkunft. Man kann aber die Frage aufwerfen — und sie wurde auch nach meinem Vortrage über diesen Gegenstand auf dem letzten Anatomen-Kongress in Göttingen von Herrn von Kupffer privatim an mich gerichtet —, ob diese grossen Massen von Zellen alle direkt vom Ektoderm der Eiwand durch Auswanderung herstammen. Ich habe diese Frage dahin beantwortet, dass sich die Extraovatzellen ohne Zweifel auch aktiv vermehren. Mitosen sehe ich freilich nur sehr spärlich und auch mit starker Vergrösserung nur sehr undeutlich; da dasselbe aber auch von dem Ektoderm der Eiwand selber gilt, so suche ich, wie schon oben bemerkt, die Ursache in der Art der Fixierung, die für Mitosen viel weniger sich geeignet erwies, als ich gehofft hatte. Eine aktive Zellvermehrung im Extraovat aber folgt schon aus der kolossalen Zunahme seines Volums, während das Ei kaum kleiner ist, als ein normales.

Auf das Ektoderm folgt nach innen eine Schicht von grossen hellen, unregelmässigen, ganz mit grossen Dotterschollen erfüllten Elementen, deren Grenzen oft so undeutlich sind, dass man eine einzige Dottermasse vor sich zu haben glaubt. Die genauere Untersuchung zeigt, dass die Zellgrenzen durch feine Pigmentstrassen gewissermassen vorgezeichnet sind. Diese Zellen- resp. Dotterzellenschicht entspricht etwa dem primären Entoderm einer normalen jungen Gastrula, und ich will sie deshalb auch der Kürze wegen so nennen — freilich mit allem Vorbehalt, der bei der Deutung derartiger schwieriger Objekte geboten ist. Zwischen Ektoderm und Entoderm zieht sich eine scharfe schwarze Linie, an mehreren Schnitten auch ein feiner Spalt als Grenze hin; zur Bildung eines zusammenhängenden Spaltes aber ist es wahrscheinlich wegen der eigen-

tümlichen Spannungsverhältnisse im Extraovat nicht gekommen. Ein Umschlagsrand der pigmentierten ektodermalen Schicht ist zwar vorhanden, aber auch hier fehlt der Spaltraum, der an der normalen Urmundlippe auftritt. Unter den beschriebenen Schichten liegen ungeordnete Extraovatzellen verschiedener Herkunft in Komplexen oder isoliert.

Wie entsteht nun diese merkwürdige Schichtung im Extraovat? Schon Roux bemerkte, dass die Extraovate oft eine „eigentümliche Gestalt" zeigten, „welche nicht ohne besondere Feststellungen allein auf die Wiederholungen der Substanzaustritte und auf die Widerstände der Gallerthülle zurückgeführt werden" dürfe (29, p. 442) und dass man deshalb „nach Erkenntnis der Segmentierung auch eine aktive Gestaltsbildung und eine entsprechende Strukturbildung als mitbeteiligt vermuten" könne. Eine besondere auf Selbstgestaltung hindeutende Struktur konnte er „an den Schnitten der Extraovate nur insoweit nachweisen, als eine geschlossene Epithelschicht an der Oberfläche derselben sich herstellte" (29, p. 442). Dass Roux später an dem Extraovat eines Zweizellenstadiums eine der Gastrula entsprechende Entwickelungsstufe beobachtete, wurde schon oben erwähnt. Ich selber habe früher (4) bei Beschreibung des Präparats, welches Fig. 4 zu grunde liegt, mich über die eigentümliche Gestalt desselben folgendermassen ausgesprochen: „Wenn man also auch Bedenken tragen mag, das beschriebene Extraovat direkt als eine Gastrula zu bezeichnen, so würde andererseits die auffallende Schichtenbildung ohne Voraussetzung ordnender und gestaltender Kräfte im Extraovat schlechterdings unerklärlich sein". Das Substrat für diese Kräfte müssen also die Zellen des Extraovats selber sein, denn die Wand des Eies steht in diesem Falle nicht in direkter Verbindung mit der Wand des Extraovats, und ein direkt gestaltender Einfluss, wie wir ihn den Wundrändern bei Gewebsverletzungen zuschreiben dür-

fen, kann von der Wand des Eies hier nicht ausgehen, da an eine mystische Fernwirkung niemand glauben wird. Wir haben uns also zur Lösung des Rätsels an die Zellen des Extraovats selber zu halten, und es war mir deshalb von grösstem Interesse, dass Roux vor kurzem eine Selbstordnung künstlich isolierter Zellen intra vitam direkt beobachten konnte (26, I., II., III.) Ganz oder fast ganz von einander isolierte Zellen der lebenden Blastula und Gastrula, zum Teil auch der Morula des braunen Frosches zeigten in Kochsalzlösung von $^1/_4$—$^1/_2$ % oder auch in filtriertem Hühnereiweiss die Fähigkeit sich aktiv zu nähern, oder auch von einander zu entfernen, Gleitbewegungen an einander auszuführen, sich durch ausgedehnte flächenhafte Berührung zu vereinigen und Zellkomplexe zu bilden. „Die Näherungskräfte sind, auch abgesehen von schwächenden oder fördernden äussern Einwirkungen in ihrer Intensität zeitlich sehr wechselnd und ferner unter Zellen gleicher Grösse manchmal so verschieden, dass von drei Zellen die beiden entfernteren sich zuerst einander nähern, und dass erst nach der Vereinigung dieser eine Näherung gegen die dritte stattfindet“ (26, III. p. 1). Bei Annäherungsversuchen senden die Zellen oft Pseudopodien aus und zeigen überhaupt amoeboide Gestaltsänderungen. Dass es sich hier um eine aktive Lebensäusserung der Zellen und nicht etwa bloss um eine einfache Massenanziehung handelt, folgt schon aus der Thatsache, dass die Zellen von Blastulae, die mit der Gallerthülle in Wasser von 52° C. gebracht waren und darin unter Abkühlung des Wassers bis auf 48° C. 6 Minuten verweilt hatten, also abgetödtet waren, keine der mitgeteilten Erscheinungen aufwiesen. Roux hält die geschilderte Annäherung für chemotropischer Natur und schliesst aus dem Verhalten der Furchungszellen, dass sie sich zumeist in hohem Masse positiv chemotropisch zu einander verhalten, pigmenthaltige und pigmentlose ohne Unterschied; dass aber auch einige Er-

scheinungen beobachtet wurden, welche vielleicht auf negativem Chemotropismus beruhen. „Mit der Richtigkeit dieser Deutung der beobachteten Näherungserscheinungen wird der sogenannte Chemotropismus als ein wichtiges gestaltendes Prinzip der Ontogenese aufzufassen sein“ (26, III, p. 5).

Studiert man die veranschaulichten Extraovate (Fig. 1—4) genauer, so kann kein Zweifel bestehen, dass sich an den Zellen der Extraovate ähnliche Erscheinungen abspielen, wie sie von Roux beschrieben wurden. Zieht man nach dem Anstechen des Eies das Instrument zurück, so ergiesst sich zunächst eine grosse Menge isolierter Zellen, die in der hervorströmenden Eiflüssigkeit suspendiert sind, regellos in den Sack, der durch Vorstülpung und Ausdehnung der Dotterhaut mit der innersten Hüllschicht entsteht. Ist die Ruhe hergestellt, so kann in der günstigen Flüssigkeit im Innern des Sackes eine gewisse aktive Ordnung, Ralliierung, der Zellen durch Chemotropismus erfolgen. Die Beschaffenheit der Zellen z. B. in Fig. 4 zeigt nun deutlich, dass die dunkeln Zellen (Ektoderm) sich in der Peripherie zusammengelegt haben, obgleich in dieser pigmentierten Schicht auch einzelne helle Zellen vorkommen; ausserdem bemerkt man mit stärkeren Vergrösserungen leicht, dass die Pigmentkörnchen sich nach der freien Oberfläche oder der am meisten peripher gelegenen Seite der Zelle hindrängen, wie es auch Roux in dicht geschlossenen Zellkomplexen beobachtete (26, III, p. 2). Ferner sieht man, dass die hellen Zellen (Entoderm-, resp. Dotterzellen) sich unter der dunkeln Schicht angesammelt haben und hier ebenfalls eine kompakte Lage bilden. In den zentralen Teilen der Extraovate endlich liegen Zellen verschiedener Herkunft durcheinander gemischt. Dass dieselben an gewissen Stellen noch zur Verstärkung und zum Ausbau der Wand dienen, darf wohl angenommen werden, ebenso auch, dass sie noch längere Zeit lebendig bleiben. Zuletzt aber zerfallen die isolierten Zellen, ihre Trümmer werden aufgelöst und

als Nährmaterial verwandt. Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt ein Blick auf die viel älteren Extraovate, die in Fig. 9 und 10 dargestellt sind; im Innern derselben liegen noch einzelne zum Teil auffallend grosse Dotterzellen mit grossen gelblichen Dotterkugeln. Ich habe an denselben überall deutlich den Zerfall des Protoplasmas und des Kernes beobachtet; der Kern zerfällt zuletzt in eine grössere Zahl von Teilstücken, die homogen erscheinen und sich mit Borax-Carmin intensiver färben, als normale Kernsubstanz. Es sind also die mehr protoplasmatischen Ektodermzellen zuerst abgestorben und resorbiert worden und zuletzt kommen dann auch die Dotterzellen an die Reihe.

Man kann nun die Frage aufwerfen, ob die beschriebenen Vorgänge als echte Entwickelungserscheinungen anzusehen sind, ob also das Extraovat an sich wirklich entwickelungsfähig ist. Das in Figur 4 dargestellte Extraovat hat, wie schon bemerkt, grosse Ähnlichkeit mit einer Gastrula und zeigt keinerlei Absterbungserscheinungen. Ich habe mich lange Zeit abgemüht durch Variieren der Anstichversuche echte Doppelgastrulae und eventuell weitere Doppelbildungen zu erzielen. Diese Mühe war in gewissem Sinne vergeblich; die weiteren Mitteilungen werden lehren, dass ich so wenig wie Roux eine Entwickelung der Extraovate dieser Art über ein gewisses Stadium hinaus beobachten konnte. Diese Stadien entsprechen der Morula, Blastula und vielleicht noch Gastrula — darüber hinaus ging die Entwickelung nicht. Immerhin aber findet nach meiner Ansicht ein Anlauf zur Entwickelung statt, obgleich das Gestaltungsvermögen nicht ausgiebig genug ist, um wirkliche Embryonen herstellen zu können. Die weiteren Veränderungen an den Extraovaten stellen Fig. 2—4, 6—7 dar; dieselben können nämlich entweder durch Abschnürung vom Ei selbständig werden, oder aber es tritt eine organische postgenerative Verbindung ihrer Wand mit der des Eies ein.

Im ersteren Fall schliessen die sich vermehrenden Zellen

der Extraovatwand nach dem Ei zu allmählich zusammen und ebenso vereinigen sich die Wundränder der Eiwand (Fig. 3, 7). Die Dotterhaut folgt, bis die gänzliche Trennung und damit, wie früher beschrieben, der Untergang der Extraovate besiegelt ist.

Im andern Fall aber tritt eine Verbindung der Eiwand mit der des Extraovats ein und letzteres bildet dann wie in einem früher beschriebenen Beispiel nur eine Ausstülpung der Eiwand. Diese Verbindung wird dadurch hergestellt, dass die Schichten der Eiwand immerfort Zellen ansetzen, bis der Ausschluss an die Wand des Extraovats erfolgt, und sich dann Ektoderm in Ektoderm, Entoderm in Entoderm fortsetzt. Der Vorgang ist postgenerativer Natur und weicht von den bekannten Erscheinungen dadurch ab, dass zunächst eine Organisation der ausgetretenen Zellen im Extraovat und dann sekundär eine Vereinigung desselben mit dem Ei erfolgt. Dabei findet wohl ein Einfluss der schon differenzierten Keimblätter insofern statt, dass sie die entsprechenden Schichten des Extraovats sich gleichartig machen, nostrifizieren, soweit sie es nicht schon waren, und dass dabei heterogene Zellen ausgemerzt werden. Ich schliesse dies aus der Beobachtung, dass in älteren Extraovaten die dem Ektoderm und Entoderm entsprechende Zellenschichten ausnahmslos uniforme Elemente derselben Art besitzen. Ähnliche Vorgänge hat schon Roux in seiner grösseren Abhandlung über die Postgeneration der fehlenden Körperhälfte ausführlich geschildert (29a, p. 59 ff.). Wie hier, so erfolgt in den von mir mitgeteilten Beobachtungen zuerst eine Reorganisation des Materials und dann die eigentliche Postgeneration, bei welcher nach Roux die „Differenzierung durch direkte assimilierende Wirkung differenzierter Zellen auf andere ihnen unmittelbar benachbarte weniger differenzierte Zellen sich im Raume ausbreitet“ (29a, p. 77). Diese eigentümliche Wirkung der Keimblätter auf benachbarte Zellen findet nur dann statt, wenn ein solches Keimblatt mit einer „Unterbrechungsfläche“ an

die betreffenden Zellen stösst, eine Bedingung, die in meinem Falle durch die Verwundung gegeben ist. Während aber bei Roux die zu „assimilierenden" Zellen aus indifferenten Dotterzellen bestanden, waren sie bei mir meistens schon zu „dunkeln" und „hellen" Zellen differenziert, die dann als isolierte Elemente einer „Selbstordnung" fähig waren und späterhin nach Herstellung der Verbindung mit der Eiwand dem postgenerativen Einfluss der einzelnen Keimblätter unterlagen. Durch Postgeneration mit dem Ei verbundene Extraovate stellen Fig. 2, 6—7 dar. Die Wand des Eies setzt sich direkt fort in die des Extraovats (Fig. 2). Während die Keimblätter weiter oben schon differenziert sind, ist unten (caudal) eine Trennung nicht möglich und so lässt sich auch im Extraovat eine solche Sonderung nur in Bezug auf dunkle und helle Zellen feststellen. Was zunächst die hellen Zellen anbetrifft, so stehen sie in Verbindung mit dem Entoderm und dem Dotterlager, können deshalb von diesem Gesichtspunkte aus als Entoderm- oder Dotterzellen aufgefasst werden, wie denn auch nach O. Hertwig (19, p. 26 und 18, p. 465) die Dottermasse nur ein verdickter Teil des Entoblast ist. Ob es aber auch funktionell zulässig ist, das Dotterlager dem Entoblast zuzurechnen, bleibt nach Roux (29, p. 460) erst zu untersuchen. Da nach Roux's Beobachtungen über die Postgeneration des Entoblast bei Halbbildungen das ruhende Dotterzellenmaterial nur durch den Einfluss der schon differenzierten Entoblastzellen selber differenziert wird und nach meinen früher mitgeteilten Befunden an älteren Extraovaten die isolierten Dotterzellen durchaus ihre Natur bewahrt haben, so ist nach meiner Ansicht eine solche funktionelle Verschiedenheit anzunehmen.

Über die dunkeln Zellen ist zu bemerken, dass die deutliche Differenzierung in Ekto-, Meso- und Entoderm, die oben (kopfwärts) sichtbar ist, schon unten in der Eiwand verschwindet und dass auch die durch Substanzaustritt erzeugte Faltenbildung

in der Wand des Eies eine solche Sonderung wieder verwischen oder undeutlich machen muss. Dem entsprechend ist auch im Extraovat eine Differenzierung der Keimblätter nur insofern vorhanden, als die äusseren Zellen dem Ektoderm, die innere Lage dem primären Entoderm entsprechen; vom Mesoderm sieht man nichts. Die Falte bei f wird vom Ektoderm erzeugt. Sie erscheint viel stärker ausgeprägt in Fig. 7 und könnte hier eine Gastrulaeinstülpung vortäuschen. Ich bin der Meinung, dass sie lediglich durch exzessiv starke Neubildung von Ektoderm entsteht und dass gerade solche Erscheinungen die überwiegende Regenerationskraft des Ektoderms gegenüber den anderen Keimblättern beweisen. Die starke Wucherung der Zellen erzeugt ein Vorschieben und schliesslich eine Faltenbildung der Zellenplatte, wie sie bei Fig. 7 mit besonderer Deutlichkeit zu Tage tritt. An derselben macht sich auch die Erscheinung bemerkbar, die schon Roux (29, p. 605) auffiel, dass nämlich die äusserste Rindenschicht des Extraovats, in diesem Falle wenigstens ein grosser Teil derselben, nicht aus Zellen, sondern aus bloss vom Dotter gebildeter Substanz besteht; unter derselben erst liegen lebenskräftige Zellen.

Im Anschluss an das Gesagte folgen hier einige kurzen Mitteilungen über die weitere Entwickelung und die letzten Schicksale der Extraovate. Dieselbe ist wesentlich von der Art der Verbindung derselben mit dem Ei abhängig und man kann sie darnach in gestielte und ungestielte einteilen. In beiden Arten besteht die Wand zuletzt nur aus Ektoderm; Mesoderm kann ich in den Extraovaten mit Sicherheit nirgend nachweisen und man kann vermuten, dass dieser Mangel des Mesoderms die Ursache ist, weshalb eine selbständige Weiterentwickelung derselben ausbleibt; auch das Entoderm scheint seine schichtenbildende Fähigkeit bald zu verlieren, wenigstens finde ich in den älteren Extraovaten nur die schon erwähnten zerfallenden Dotterzellen, isoliert oder in Komplexen. Die

gestielten Extraovate, wie sie Fig. 17a und 17b, 18 vorführen, bilden zuletzt faltige, mit Flüssigkeit und Dotterzellen erfüllte Blasen, deren Wand oft so dünn ist, dass sie bei Betrachtung mit der Lupe am lebenden Embryo transparent erscheint. Ihr endliches Schicksal ist wohl immer, dass sie durch die Bewegungen des Embryo einfach abgeschüttelt werden. Zuweilen beobachtete ich, dass der Embryo in dem Augenblick, wenn er behufs Fixierung in heisses Wasser gebracht wurde, durch eine Konvulsion das Anhängsel abwarf. Die in Fig. 19 dargestellte, dem Ausschlüpfen nahe Larve hatte das intra vitam gethan; das Extraovat lag neben ihr in der Gallerthülle. Das durch die Entfernung desselben erzeugte Loch in der Körperwand wird durch regenerative Wundheilung verschlossen, falls das noch nötig ist. Denn in der Regel scheint der Organismus schon vorher Mittel und Wege gefunden zu haben das Anhängsel gänzlich von sich zu sondern, so dass er nur äusserlich noch dem Ektoderm anhängt. Ich schliesse dies aus Schnittserien durch Embryonen mit ungestielten Extraovaten, die uns Fig. 9—10 zeigen. Man bemerkt das Bestreben, die Extraovate durch Herstellung einer trennenden Zellschicht abzuschnüren. Das Ektoderm, welches ursprünglich immer kontinuierlich Embryo und Extraovat überzieht, postgeneriert in vielen Fällen eine sekundäre Scheidewand zwischen beiden, so dass sie vollkommen getrennt sind und es nur einer Abschüttelung des Extraovats bedarf, um den Embryo frei und heil aus der Affaire hervorgehen zu lassen (Figur 19). In diesen Stadien ist das Extraovat nach meiner Erfahrung immer eine Blase, deren Lumen allerdings sehr variabel ist. Dem scheint das in Fig. 8 dargestellte Extraovat zu widersprechen, da es aus einem lückenlosen Komplex von Zellen besteht. Das ist freilich bei dem abgebildeten Schnitt der Fall. Verfolgt man aber die Serie, so sieht man, dass von dem Punkte x aus eine Zellschicht zum anstossenden Ektoderm (bis x^1) sich erstreckte und dass in dem

so umschlossenen Raum sich ebenso einzelne Dotterzellen vorfanden, wie in Fig. 9 und 10. Die Durchmusterung der ganzen Serie zeigt dann ferner, dass die Abtrennung des Extraovats (mit anliegendem Ektoderm) vom Ei nicht überall so vollständig durchgeführt war, wie in dem vorliegenden Schnitt, sondern dass bei x^2 eine Kommunikation zwischen Mesoderm, Ektoderm und Extraovat bestand. Von hier aus konnten vielleicht Mesodermzellen (und früher Entodermzellen?) sich mit den Ektodermzellen des Extraovats mischen; in diesem Stadium freilich besteht letzteres — von den erwähnten Dotterzellen abgesehen — wohl ausschliesslich aus Ektodermzellen.

Wie viele Auskunftsmittel aber die Natur besitzt, um in jedem besonderen Fall ihr Ziel zu erreichen, lehrt das Präparat, von dem Fig. 10 einen Schnitt illustriert. Über die Entstehung desselben sagt das Tagebuch: Nr. 54, Siredon pisciformis, Vierzellenstadium; am 10./12. 1892, 4^{35} eine Furchungskugel angestochen. Das sich bildende Extraovat entwickelte sich nicht, umgab aber am 11./12., 10^{00} ein sekundäres Extraovat als diffuse Masse. Sekundäres Extraovat und Ei entwickelten sich, wie die tägliche Besichtigung lehrte, das Ei (Embryo) wurde aber am 15./12., 9^{15} tot gefunden und konserviert.“ Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass das Medullarrohr geschlossen ist, Chorda, Ursegmente und Seitenplatten ausgebildet sind, dass aber die Verbände der Zellschichten an einigen Stellen gelockert sind, weil der Embryo bei der Fixierung schon abgestorben war. Ganz deutlich aber sieht man, dass in diesem Falle die ursprüngliche Kommunikation des Extraovats mit dem Innern des Eies, die durch die vorhandenen Dotterzellen (dz) bewiesen wird, durch Postgeneration des Mesoderms (Coelomsack) aufgehoben wurde und dass das Ektoderm in einer Flucht noch jetzt Embryo und Extraovat überzieht. Aus anderen Erfahrungen darf man schliessen, dass das Ektoderm späterhin ebenfalls eine Trennungsschicht über dem Mesoderm postgenerirt

haben würde, wenn nicht der Embryo vorher abgestorben wäre. Dieser Fall ist deshalb von besonderem Interesse, weil er zeigt, dass auch das Mesoderm die Fähigkeit einer spezifischen Postgeneration besitzt.

Während in allen bisher berücksichtigten Fällen die typische Ausbildung des Embryo ohne grobe Formstörung und die endliche Abstossung des Extraovats mehr oder weniger vollständig erreicht wird, entstehen doch auch unter Umständen durch den experimentell erzeugten Substanzaustritt tiefgehende Formstörungen des Embryo dadurch, dass die Extraovate stiellos und dauernd mit demselben verbunden bleiben und gewissermassen ein Stück desselben bilden. Ich ziehe vor, diese Fälle an dieser Stelle nicht weiter zu besprechen, sondern sie im nachfolgenden Aufsatz kurz unter den „Missbildungen" zu behandeln.

In diesem Abschnitt sind aber noch einige andere Erscheinungen zu erwähnen, die für die Frage der Keimblätter-Regeneration bedeutungsvoll sind. Zuweilen werden nämlich bei den Operationen Zellkomplexe aus der Eiwand in das Innere des Eies verlagert und sterben hier nicht gleich ab, sondern erhalten sich eine Zeit lang lebendig; ich habe diese Bildungen „Intraovate" (p. 176) genannt nach Analogie der Roux'schen „Extraovate" und teile über die Entstehung derselben einige Beobachtungen mit. Im allgemeinen entstehen Intraovate am häufigsten, wenn man das Instrument durch und durch stösst, weil dann beim Einstich oder beim Zurückziehen gelegentlich Teile der Eiwand in das Innere des Eies gerissen werden. Solche Präparate lieferte mir z. B. folgende Operation: „Nr. 8. Rana fusca, Gastrula, Urmund gross. 28./4. 1892, 11^{45} dorsale Urmundslippe parallel der ersten Anlage derselben quer mit dem Keilmesserchen durchstossen, bei andern Eiern auch eine keilförmige Excision hergestellt. Eine Partie wurde nach 2, eine andere nach $22^{1}/_{4}$ Stunden konserviert." Ein mikrotomirtes Ei der ersten Partie zeigte nun, dass der ausgeschnittene Lappen

an einer Seite mit der Eiwand in Verbindung geblieben und in das Innere des Eies verlagert war. Er zerfiel nicht, sondern schloss sich durch Konvergenz der Ränder zu einem Blindsack, der nur durch eine schmale Brücke mit der Eiwand zusammenhing. Das Ei bemüht sich durch Entgegendrängen der Wundränder den Defekt zu schliessen und ist dabei im Begriff die Brücke des Intraovats abzuschnüren (Figur 11a — c). Die Zellschichten des letzteren haben ihre Differenzierung bewahrt. Auch bei einem nach $22^1/_2$ Std. konservierten Ei wurde ein Intraovat in Gestalt eines nach innen verlagerten Blindsacks gefunden. Seine Zellen entsprachen durchaus den Ektodermzellen des Eies mit stark pigmentierter Deckschicht und blasseren tiefer liegenden Zellen, eine weitere Differenzierung war nicht eingetreten.

Noch merkwürdiger sind Intraovate, die ganz isoliert im Innern des Eies liegen (Fig. 12a—c). Sie entstehen in ähnlicher Weise, wie die eben beschriebenen: „Nr. 5. Rana fusca, Gastrula; 23./4. 1892, 11^{00} über dem Urmund parallel der dorsalen Lippe quer durchstochen." Ein nach $7^1/_2$ Std. konserviertes, in Transversalschnitte zerlegtes Ei zeigt, dass beim Zurückziehen der Nadel ein Komplex von Ektoderm in das Innere des Eies hineingerissen wurde. Dieser Zellkomplex hat das Aussehen einer kleinen Morula, liegt in der Richtung des Stichkanals, etwas exzentrisch im Dotterkörper, ist durch 17 Schnitte der Serie zu verfolgen und zählt auf einem durch den Äquator gehenden Schnitt 13 Zellen. Alle diese Zellen sind stark pigmentirt und heben sich durch ihre Farbe und ihren festen Zusammenschluss in allen Schnitten deutlich von der hellen undeutlich cellulierten Dottermasse ab. In der Nähe des Ein- und Ausstiches liegt je ein kleines Extraovat. Das erstere ist etwas verlagert, kleiner als das andere und schon im Begriff zu zerfallen, während das grössere auf der entgegengesetzten Seite des Eies noch lebendig ist. Nachdem ich erst auf diese Gebilde aufmerksam wurde

habe ich sie öfter gesehen. Wie lange sie lebendig bleiben und ob sie überhaupt auf die Dauer lebensfähig sind, vermag ich nicht zu sagen. Dass sie für die Entstehung der Dermoide von Interesse sind, soll im nächsten Aufsatz noch hervorgehoben werden. Für die Frage der Keimblattregeneration genügt hier der Hinweis darauf, dass die Intraovate wenigstens eine Zeit lang lebens- und entwickelungsfähig bleiben und dass sie dabei die Spezifität der Zellen (Ektoderm) festhalten.

III. Die Entstehung von Defekten in der Eiwand nach Verletzungen.

Defektversuche im allgemeinen wurden von Roux zuerst am Froschei angestellt, um die Frage zu prüfen, „ob das Keimplasma zur Zeit der ersten Forschungen schon entsprechend den späteren Einzelbildungen different beschaffen und bestimmt lokalisiert sei“ (29, p. 435). Wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, handelt es sich bei den oben bezeichneten „Defekten“ nicht um die Folgeerscheinungen nach Operationen am Ei während der ersten Furchungen, sondern um solche an operierten Gastrulae. Es kann zwar eine Verletzung an einem vorgerückten Entwickelungsstadium im wesentlichen dasselbe Resultat haben, als eine solche an einem jüngeren; schon Roux bemerkte, dass wesentlich derselbe Effekt entstand, einerlei, in welchem Stadium der Forschung die Verletzung vorgenommen war (29, p. 458). Bei den Defekten aber, die hier zur Besprechung kommen, handelt es sich nicht um „Bildungsdefekte im Ektoderm, sondern die scheinbaren Defekte sind als die klaffenden Wunden selber aufzufassen“ (Roux, 29, p. 476). Dieselben können bis zur vollen Ausbildung des Embryo bestehen bleiben und unter Umständen typische Missbildungen darstellen. Je nach der Schwere der Verletzung kann der Defekt blos das obere oder beide oberen Keimblätter betreffen, während das Ektoderm, resp.

das Dotterlager von unten her provisorisch die Öffnung verstopft.

Über die Entstehung solcher Defekte ist im allgemeinen per exclusionem zu bemerken, dass sie sich dann einstellen, wenn weder primärer Wundverschluss, noch Extraovatbildung erfolgt, d. h. wenn die gesetzte Verletzung erheblich ist oder die Extraovatbildung aus irgend einem Grunde unmöglich wird. Der letztere Fall kann auch bei Anstich des Dotterlagers eintreten, wenn der hervorschiessende Strom von Eiflüssigkeit die gelösten oder gelockerten Zellen einzeln mit sich fortreisst und so zerstreut, dass eine Vereinigung derselben zu Komplexen unmöglich ist; diesen Vorgang habe ich öfter direkt beobachtet. Es gehen dann die nach allen Richtungen hin zerstiebten Zellen zu Grunde, die Wunde bleibt zunächst offen und wird von unten her durch weisse Zellen verstopft. Man sieht dann rings um die Wunde schwarze Wülste von Ektoderm und in der Mitte eine vertiefte helle Stelle (Vgl. Roux, 29, p. 463, 467). Einen ähnlichen Effekt und Defekt erzielte ich zuweilen, wenn ich mit dem Keilmesserchen Excisionen aus der Eiwand im Bereiche der schon differenzierten Keimblätter vornahm. Ich theile einige solcher Beobachtungen mit.

„Nr. 97. Siredon pisciformis, Gastrula mit kleinem Urmund 3./3. 1893, 6^{00} am Äquator mit dem Keilmesserchen operiert. Am 4./3., 11^{00} waren die Rückenwülste gebildet und am 5./3., 12^{00} wurde der Embryo, an dem Kopf und Schwanz deutlich waren, in Chromessigsäure-Sublimat konserviert. Es fand sich an der rechten Seite des Kopfes ein Defekt in Gestalt einer Vertiefung, die von Ektodermwülsten umgeben war."

„Nr. 117a. Siredon pisc. 23./3. 1893, 6^{00}, 7 Gastrulae am Äquator operiert, bei 3 keilförmige Excisionen erzielt. Von den letzteren wurde ein Ei 25./3 7^{00}, also nach 49 Stunden, in Wasser von 80 ° C. abgetötet und dann konserviert." Es fand sich ein Defekt mitten auf dem Rücken im Medullarrohr, ganz

ähnlich wie in einem von Roux beschriebenen Fall (29, p. 470). Der Defekt ist unten durch eine helle Masse begrenzt, die Medullarwülste haben sich an dieser Stelle nicht vereinigt, sondern ziehen nebst den Ursegmenten bogenförmig um den Defekt herum, um sich hinter demselben wieder zu vereinigen. Es war also in diesem Falle durch den Substanzverlust eine Spina bifida experimentell erzeugt worden. Das hier beschriebene Objekt zeigte am zweiten Tage nach der Verletzung deutliche Spuren einer Reparatur; von der Kopfseite her näherten sich die wulstigen Wundränder einander, und ich halte es für wahrscheinlich, dass sie späterhin sich vollständig vereinigt hätten. Roux berichtet von solchen Wunden, dass sie allmählich von der Oberflächenschicht überwuchert wurden und dass eine Narbe späterhin noch die Verletzungsstelle kennzeichnete (29, p. 476).

„Nr. 78. Siredon p., 13./12. 1892, 12^{00}. 12 Gastrulae im Beginn der Gastrulation am dunkeln Pol operiert. Am 15./12. 7^{00} waren alle lebendig, die meisten zeigten ein kleines Extraovat, welches am 16./12., 6^{00} überall verschwunden war!" Es war also in früher beschriebener Weise das Extraovat postgeneriert und dann in die normale Wölbung der Eiwand hineingezogen worden. Nur bei zwei Eiern zeigte sich an der Bauchseite eine helle Stelle, die mich vermuten liess, dass es sich hier um einen Defekt handelte. Die beiden Eier wurden in Sublimat-Chromessigsäure fixiert und eines später mikrotomiert; über den mikroskopischen Befund werde ich gleich berichten. Es sei zunächst noch bemerkt, dass nach den Notizen im Tagebuch am 17./12., 4^{00} 7 lebende Embryonen von diesem Versuch übrig waren, die die Kiemen entwickelt hatten und vollständig normal aussahen; die Gallerthülle war bei allen vollständig durchsichtig. Drei Embryonen waren abgestorben unter Trübung der Hülle.

Was nun die mikroskopische Untersuchung der Schnittserie von Nr. 78, 1 (Fig. 5) anbetrifft, so ergiebt dieselbe, dass das

Medullarrohr geschlossen ist, Chorda, Ursegmente und Seitenplatten ausgebildet sind. An der Bauchseite findet sich vom 182. bis zum 231. Schnitt eine Lücke im Ektoderm und da das Mesoderm hier nicht bis unten reicht und sich mit dem der andern Seite verbindet, so tritt hier das Entoderm frei zu Tage und bildet statt des Ektoderms die Grenzwand nach aussen. In dem abgebildeten Schnitt zieht das Mesoderm rechts ganz frei sich nach unten zu, links ist es weiter unten vom Entoderm nicht zu trennen. Der Urdarm hat eine unregelmässige Form, was vielleicht zum Teil durch den Austritt und die Verlagerung von Dotterzellen verursacht wurde. Von besonderem Interesse ist hier das Verhalten des Ektoderms. Bis nahe zum Wundrand ist es durchweg zweischichtig, dann verliert sich die eine Schicht und man sieht im Schnitt zu beiden Seiten je eine Zelllage, rechts in Ausdehnung von zwei, links von drei Zellen. Nach der Wunde zu werden die Zellen immer platter, wie sich an der Verteilung der Pigmentkörner leicht feststellen lässt und laufen zuletzt in eine dünne keilförmige Platte aus. Dieses Verhalten entspricht durchaus der ersten Epitheldecke bei Regeneration der Epidermis, wie ich es im Anschluss an Klebs und Peters an anderer Stelle ausführlich beschrieben habe. Ähnliches berichtet Roux über die von der Medullarplatte aus fortschreitende Postgeneration gewisser Halbbildungen. Er findet aussen eine einzellige „Lage braun pigmentierter kubischer Zellen, die als Fortsetzung des Ektoderms sich darstellt und an ihrem freien Seitenrande in ganz platte Zellen übergeht“ (29a, p. 69). Da in dem von mir beschriebenen Falle die Ektodermschicht des operierten Objektes schon differenziert war, handelt es sich bei demselben nicht um Postgeneration, sondern um einfache Regeneration. Von grösster Wichtigkeit ist nun endlich bei diesem Objekt das Verhalten des Entoderms. Obgleich die Zellen frei nach aussen und in einer Flucht mit den Ektodermzellen liegen, zeigt keine ein-

zige Entodermzelle auch nur die Spur einer Umwandlung in eine Ektodermzelle; sie sind alle unpigmentiert, gross, mit verhältnismässig grossen Dotterschollen versehen und unregelmässig in der Form. Die Bedeutung dieser Thatsache soll in der Zusammenfassung hervorgehoben werden.

Zusammenfassung.

Überblickt man die Reaktionen, welche nach einer Verletzung der Blastula oder Gastrula der Amphibien an denselben auftreten, so findet man eine fast überraschende Ähnlichkeit mit schon bekannten Vorgängen bei der Regeneration von Geweben.

Wenn im einfachsten Fall nach Anlegung einer linearen Wunde an den schon differenzierten Keimblättern die Wundränder kraft ihrer Elasticität sich zusammenlegen, verkleben und sehr schnell definitiv und ohne Spur einer Narbe verwachsen, so ist das derselbe physiologische Vorgang, als wenn nach Herstellung von Gewebswunden die Vereinigung und Heilung der Wundränder per primam intentionem erfolgt.

Wenn ferner in komplizierteren Fällen von Kontinuitätstrennung der Keimblätter zunächst ein Austritt von Eimaterial in Form von Zellen oder Dotter oder von beiden stattfindet und dann in Gestalt des Extraovats einen provisorischen Verschluss der Wunde bewerkstelligt, so hat dieser Vorgang in mechanischer Hinsicht eine Analogie in der Bildung eines Schorfs durch ausgetretenes und gerinnendes Blut bei Gewebswunden. Es zeigt dieser Fall wieder, dass die organische Natur rein physikalische und chemische Kräfte in bewunderungswerter Einfachheit zur Erreichung ihrer Ziele zu benutzen versteht. Mit der Herstellung des Extraovats und des Schorfs hört die Übereinstimmung der nunmehr eintretenden Reparationsvorgänge noch nicht auf. Zunächst freilich macht sich die Ver-

schiedenheit im Verhalten beider Bildungen bemerkbar. Denn der Schorf spielt in allen Fällen eine lediglich passive Rolle bei der ersten Wundbedeckung, entwickelt sich nicht weiter und wird nachher in allen Fällen abgeworfen. Anders das Extraovat. Nach Anlage der Verletzung sind die losgerissenen Zellen der einzelnen Keimblätter und eventuell auch des Dotterlagers zuerst wirr durcheinander im Extraovatsack angehäuft. In diesem Chaos kann unter günstigen Umständen zunächst eine provisorische Ralliierung durch die von Roux nachgewiesene Fähigkeit der „Selbstordnung der Furchungszellen" hergestellt werden, wobei schon der Hauptsache nach die isogenen Zellen sich zu eigentümlichen Schichten gruppieren können. Dieser Vorgang geschieht zunächst ganz unabhängig von den Keimblättern, da in der ersten Zeit eine direkte Verbindung der Eiwand mit den Schichten des Extraovats sicherlich nicht besteht. Das Resultat dieser Selbstordnung kann die Herstellung eines der Morula, Blastula oder gar Gastrula sehr ähnlichen Gebildes sein. Und nun sind zwei Fälle möglich: es erfolgt entweder eine Abschnürung des Extraovats oder eine organische Verbindung desselben mit der Eiwand.

Der erste Fall hat grosse Ähnlichkeit mit dem Abwerfen des Schorfs bei der Regeneration von Gewebswunden. Nach Ribbert's Untersuchungen an der Mamilla erfolgt die Regeneration bei Anwesenheit eines deckenden Schorfs dadurch, dass das Epithel von den Wundrändern aus sich unter dem Schorf vorschiebt, wobei nach 24 Stunden erst ein kurzer Fortsatz von Epithel hergestellt ist (32a).

Ähnliche Regenerationserscheinungen kommen bei solchen Extraovaten vor, welche allmählich vom Ei abgeschnürt werden. Denn diese Abschnürung geschieht nach den oben mitgeteilten Beobachtungen in der Weise, dass nicht nur die nach dem Ei zu gelegene Zellschicht des Extraovats, sondern auch die Wundränder des Eies sich zusammen

schliessen, bis die Trennung beider Gebilde erfolgt. Dass bei dieser Vereinigung der Eiränder Wucherungen der Keimblattelemente und besonders des Ektoderms eine wichtige Rolle spielen, wurde schon betont. Sieht man davon ab, dass das Extraovat selber abweichend vom Schorf eine gewisse Entwickelung durchmacht, so springt die Ähnlichkeit der erwähnten Vorgänge in die Augen und weil in diesem Falle am Ei selber schon vorhanden gewesene Teile ohne direkte Benutzung des Extraovats wieder hergestellt wurden, so ist man, wie früher schon erwähnt, zu der Auffassung berechtigt, in diesen Fällen von einer Regeneration — nicht Postgeneration — der Keimblätter zu sprechen.

Ähnliche Erscheinungen beobachtete übrigens O. Schultze auch an normal sich entwickelnden Eiern, die keine künstlichen Verletzungen erlitten hatten. Als er beim Studium seiner „natürlichen Lokalisationsmarken" Froscheier herumdrehte und dann wieder in die ursprüngliche Lage zurückrotieren liess, fand er in manchen Fällen, dass die Marke nicht mehr an ihrer ursprünglichen Stelle lag (35, p. 13), also zwischen Dotterhaut und Ei beweglich war. Er schloss daraus, „dass das Ei die Fähigkeit hat, mit der Gesamtentwickelung nicht gleichmässig Schritt haltendes Material im weiteren Entwickelungsgang zu eliminieren und gleichsam ausser Kraftwirkung zu setzen" (35, p. 13–14).

Ganz anders aber verhalten sich die Reparationserscheinungen an solchen Extraovaten, die späterhin mit der Gastrula organisch verbunden und zuletzt in die Wand derselben hineingezogen werden. Bei diesen erfolgt durch aktive Zellwucherung sowohl in der Wand des Eies als auch in den Schichten des Extraovats zunächst eine Vereinigung beider Gebilde und dann beginnt die eigentliche Postgeneration des Extraovats von den Keimblättern aus. Sie geschieht so, dass die einzelnen Keimblätter die anstossenden Elemente

des Extraovats nostrifizieren, soweit sie noch nicht durch die vorhergehende Selbstordnung adaequat geworden waren. Dabei werden vielleicht auch einzelne heterogene Elemente ausgemerzt, in ähnlicher Weise wie es Nussbaum bei der Regeneration von Stücken der Hydra zu ganzen Organismen beobachtete: „Was sich in den Plan des Ganzen gelegentlich des störenden äusseren Eingriffes nicht fügen will, wird resorbiert und durch Neubildung ersetzt“ (22a, II. Mitt. p. 346).

Dass diese Vorgänge eine grosse Ähnlichkeit mit den von Roux bei der Postgeneration von Halbbildungen beschriebenen aufweisen, habe ich oben auseinandergesetzt. Wie das Dottermaterial der operierten Eihälfte zuerst reorganisiert und dann bei Postgeneration der fehlenden Körperhälfte verwandt wird, so erfolgt in dem ausgetretenen Zellmaterial des Extraovats zuerst eine gewisse Entwickelung durch Selbstordnung der Zellen, und dann wird dieses Material bei Postgeneration der Keimblätter von der Eiwand aus benutzt. Gerade der letztere Umstand berechtigt zu der Auffassung dieser Vorgänge als postgenerativer, nicht regenerativer Natur. Und während ferner bei der regenerativen Vereinigung der Wundränder einer Gastrula wie bei der Regeneration unter dem Schorf, die Zellschichten unter dem Extraovat vorgeschoben werden und letzteres wie der Schorf schliesslich abgeworfen wird, finden wir bei der Postgeneration der Keimblätter, dass dieselben um das Extraovat herumwachsen, so dass diese Art der Regeneration gewissermassen auf dem Umwege um das Extraovat erfolgt.

Bei der Regeneration von Keimblättern finden wir also sowohl postgenerative als auch regenerative Vorgänge vertreten, und wenn man weiter mit Roux (29c, p. 296ff.) eine Regeneration durch Proliferation von Zellen von einer anderen durch Umordnung und Umdifferenzierung schon vorhandener Zellen unterscheidet, so finden wir an unserm Objekt beide

Arten von Regeneration vertreten. Freilich spielt aber der letztere Modus wohl die Hauptrolle, da die geringe Festigkeit dieser Entwickelungsstufen und der Zellverbände die Umordnung und Umdifferenzierung der Elemente offenbar begünstigt. Wir dürfen also auf Grund dieser Erfahrungen mit Roux schliessen, „dass bei den höheren Tieren während des früheren Embryonallebens die Post- resp. wohl auch die Regeneration mehr durch Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen, im erwachsenen Zustande dagegen mehr durch Neubildung von Zellen sich vollzieht“ (29c, p. 297).

Eine andere Frage von allgemeiner Bedeutung kann nunmehr hier ebenfalls eine Beantwortung finden. Diejenige nämlich, ob für die Keimblätter dasselbe Gesetz der Specifität in Bezug auf Regeneration gilt, wie es die neuesten Untersuchungen für die Gewebe nachgewiesen haben. Ich sage ausdrücklich „in Bezug auf Regeneration“, denn in Hinsicht der direkten Entwickelung sind bekanntlich hervorragende Embryologen der Meinung, dass den Keimblättern Specifität nicht zukomme. So sagt His über die Mesenchymderivate: „Sollte es sich vielmehr zeigen, dass dieselbe Anlage promiscue Bindesubstanzen, Epithelien und Muskelzellen liefert, dann müsste man überhaupt darauf verzichten, zwischen Histologie und Entwickelungsgeschichte gesetzmässige Beziehungen aufzufinden. Es würde dann nur noch ein Resignationsstandpunkt übrig bleiben, wie ihn ja in der That einige Embryologen der Gegenwart (Goette, Kölliker und die Gebr. Hertwig) einnehmen“ 19a, p. 70). O. Hertwig will diesem Satze nicht beipflichten, sondern äussert sich so: „Indem ich ein solches planloses und kompliziertes, durch direkte Beobachtung wohl kaum festzustellendes Durcheinanderwachsen der Zellen verwerfe, lasse ich die glatten Muskelzellen sich an Ort und Stelle der ursprünglich bindegewebigen Wandungen des Endothelrohres aus indifferenten Zellen in dem Maasse bilden, als der Arbeitszweck des betreffen-

den Organes es erfordert. Das Protoplasma einer Zelle birgt eben in sich verschiedene Anlagen, um sich in dieser oder jener Richtung differenzieren zu können; und es kommt nur auf die besonderen Anforderungen an, welche an die eine bestimmte Stelle des Körpers einnehmenden Zellen gestellt werden, damit sie diese oder jene Eigenschaft in einer besonderen Weise entwickeln und so dem jeweiligen Zweck entsprechend besser funktionieren können“ (19, p. 124). Im Anschluss an die Gebr. Hertwig äussert sich Weismann: „Da nun aber — wie die Brüder Hertwig gezeigt haben — die Keimblätter der Metazoen keine Primitivorgane im histologischen Sinne sind, da vielmehr bei niederen Tieren von jedem Keimblatt vielleicht alle überhaupt vorkommenden Gewebe gebildet werden können, gewiss aber deren mehrere, so wird dieser Satz (das von Ziegler formulierte Gesetz der Specifität der Gewebe; Ref.) wohl nur für die höchsten Wirbeltiere Gültigkeit beanspruchen dürfen. Bei niederen Tieren können nicht nur sämtliche Gewebeformen aus jungen Zellen, die innerhalb eines Keimblattes liegen, hervorgehen, sondern unter Umständen sogar die Zellschichten des andern Keimblattes, ja des ganzen Tieres. (Dies bezieht sich auf Teilung und Knospung; Ref. [37, p. 150]).

Es wird also von hervorragenden Forschern die Anschauung vertreten, dass bei der direkten Entwickelung aus den Zellen der Keimblätter in vielen Fällen ein oder das andere Gewebselement werden könne und dass nur Lage und Funktion entscheiden, welche Möglichkeit zur Wirklichkeit wird.

Von dieser direkten Entwickelung hat Roux neuerdings die indirekte durch Post- und Regeneration schärfer unterschieden, als es bisher geschah. Auf Grund seiner eigenen, sowie der Experimente von Chabry, Fiedler, Driesch, Chun und Wilson gelangte er zu den Sätzen: „Das durch die Befruchtung aktivierte Idioplasson der direkten Entwickelung wird also durch die Furchung qualitativ

ungleich, das nicht aktivierte Material der Post- und Regeneration zunächst qualitativ gleich geteilt. Ob wirklich mit dem Achtzellenstadium diese letztere Gleichheit zu Ende ist, bedarf wohl noch der weiteren Untersuchung, um eine Hemmung der Entwickelung dieser Zellen durch Schädigung mit Sicherheit ausschliessen zu können. Es läge nahe zu vermuten, dass diese Ungleichheit in der Scheidung des Post- und Regenerationsmateriales erst mit der Scheidung des Materiales der Keimblätter von einander eintrete und dass dann noch eine Zeitlang innerhalb jedes Blattes das Regenerationsmaterial wieder gleich geteilt würde, so dass durch die Zusammenwirkung beliebiger, im Embryo oder vollentwickeltem Tiere (z. B. Hydra) neben einander liegenden Stücke der beiden primären oder auch der drei resp. vier Blätter noch das Ganze regeneriert werden könnte. Die Möglichkeit solchen Zusammenwirkens von Zellen mehrerer Keimblätter würde auf bestimmte Arten der Entwickelungsmechanismen hinweisen“ (29c, p. 293).

Für unsere Frage, die eventuelle Specifität der Keimblätter betreffend, ist nun das Verhalten der Hydra in den neuesten Regenerationsversuchen von Nussbaum und Ischikawa von besonderem Interesse. Denn da dieser Polyp im wesentlichen nur aus zwei Schichten, dem Ektoderm (mit intermediärer Keimschicht) und dem durch eine Stützlamelle von ihm getrennten Entoderm besteht, so bieten die Regenerationserscheinungen an demselben, wie ich schon früher bemerkte (3a) eine phylogenetische Parallele zu dem ontogenetischen Problem der Keimblattregeneration. Nussbaum gelangte zu dem Resultat, dass nach definitiver Arbeitsteilung in Form einer strengen Sonderung von Entoderm und Ektoderm zur Reproduktion eines Ganzen nicht nur Entoderm und Ektoderm, sondern auch indifferente Ersatzzellen, also ein Zusammenwirken aller drei Zellarten, nötig sei. Er zeigte ferner an nach Trembley's Methode umsgestülpten Polypen, dass nach quali-

tativer Trennung von Ektoderm und Entoderm eine Stellvertretung der einen Schicht durch die andere ausgeschlossen ist. Trembley hatte nämlich angenommen, dass ein umgestülpter und an der Wiederumkehr gehinderter Polyp sein Ektoderm einfach in Entoderm verwandle und umgekehrt. Nussbaum zeigte dagegen, dass, wenn ein durchbohrender Draht die gröbere ohne weiteres sichtbare Umstülpung hindert, an den Wundstellen eine gewissermassen heimliche Rückkehr zur normalen Lagerung von Ektoderm und Entoderm erfolgt, dass aber nicht Ektoderm in Entoderm und umgekehrt verwandelt wird (22a).

Diese fundamentale Thatsache gilt nach meiner Ansicht auch für die embryonalen Keimblätter zunächst der Amphibien. Eine wirkliche Stellvertretung des einen Keimblatts durch das andere und eine Umwandlung des einen in das andere kommt bei der Regeneration der Keimblätter nicht vor; sie verhalten sich also in dieser Hinsicht specifisch.

Zur Begründung dieses Satzes erinnere ich an folgende Thatsachen.

Schon Roux bemerkt bei Erörterung der durch Operationen an der Gastrula und den nächstfolgenden Phasen der Entwickelung erhaltenen Resultate über die Verletzungsstelle: „In keinem Falle war bemerkbar, dass die blossliegende weisse Schicht von sich aus ein neues Ektoderm gebildet hätte, wie dies auch selbst bei Bildungsdefekten der während der Furchung angestochenen Eier nicht der Fall war; ein interessanter Hinweis auf Waldeyer's Annahme, dass schon mit der Bildung der Keimblätter die Materialien funktionell geschieden sind“ (29, p. 476). (Vergl. auch Waldeyer, 36a, p. 49.) Genau dieselbe Beobachtung an operierten Gastrulae habe ich oben ausführlich besprochen und in Figur 5 veranschaulicht. Obgleich hier das weisse Zellenmaterial des schon grössenteils zu echten Entodermzellen differenzierten Dotterlagers

frei zu Tage und in gleichem Niveau mit dem Ektoderm liegt, also durch Lage und Funktion zur Umwandlung in Ektoderm herausgefordert wird, haben die Zellen doch ihre Eigenart streng bewahrt. Dasselbe gilt vom Ektoderm, welches im Begriffe ist, die Wundstelle zu bedecken.

Bei der ausführlich dargelegten Regeneration der Keimblätter, die mit Abschnürung des Extraovats einhergeht und bei Postgeneration derselben auf dem Umwege über das Extraovat zielen alle Vorgänge darauf hin, die strenge Sonderung der Keimblätter festzuhalten und wiederherzustellen (Fig. 1, 2, 5, 7).

Bei der Trennung des Extraovats vom Ei durch Vorschieben des Ektoderms oder Mesoderms (Fig. 8, 9, 10) verhalten sich beide specifisch: Ektoderm bleibt in allen Teilen und allen Zellen Ektoderm, Mesoderm = Mesoderm.

Die experimentell erzeugten Intraovate bewahren ihre ektodermale Beschaffenheit, obgleich sie unter Umständen mitten in den Dotterkörper verlagert und ringsum von heterogenen Zellen umfasst werden (Fig. 11a—11c, 12a—12c).

Die losgerissenen Entoderm- und Dotterzellen in älteren Extraovaten halten ihre specifische Qualität fest und zerfallen schliesslich, ohne sich umzuwandeln (Fig. 9, 10).

Auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen fasse ich zum Schluss die Resultate dieser Untersuchung in folgende Sätze zusammen:

Resultate:

1. Die Keimblätter der Amphibien sind der Regeneration, resp. Postgeneration fähig.
2. Das bei der Kontinuitätstrennung der Keimblätter ausgetretene Zellmaterial, das Extraovat (Roux), bildet einen provisorischen Wundverschluss, wie der Schorf einer Gewebswunde.

3. Das Extraovat kann bei den Reparationsvorgängen an der Gastrula abgeschnürt werden und zu Grunde gehen, oder es kann in feste Verbindung mit dem Ei treten.
4. Im ersteren Falle erfolgt eine Regeneration der Keimblätter durch Zellwucherung und Vereinigung der einzelnen Keimblätter unter dem Extraovat.
5. Im andern Falle findet durch „Selbstordnung" der Zellen (Roux) eine provisorische Entwickelung im Extraovat und dann eine postgenerative Vereinigung der Keimblätter um das Extraovat herum unter Benutzung und Nostrifikation der Zellen desselben statt.
6. Bei totaler Durchstechung einer Gastrula werden zuweilen Ektodermkomplexe in das Innere desselben verlagert, bleiben hier lebendig und erhalten ihre Eigenart; wie lange das dauert, bleibt zu ermitteln. Ich nenne diese Bildungen Intraovate.
7. Nach Anlage grösserer Wunden bildet die blossliegende weisse Schicht (Entoderm) niemals von sich aus ein neues Ektoderm (Roux). Ebensowenig wandelt sich eines der andern Keimblätter in ein anderes um, die Keimblätter sind also in Bezug auf Regeneration und Postgeneration specifiziert; dasselbe gilt von grösseren isolierten Komplexen des Ektoderms und Entoderms, resp. des Dotterlagers.
8. Die regenerative Potenz ist beim Ektoderm am grössten.

VII.

ÜBER ORGANBILDENDE KEIMBEZIRKE

UND

KÜNSTLICHE MISSBILDUNGEN

DES

AMPHIBIENEIES

VON

DIETRICH BARFURTH
IN JURJEW (DORPAT).

Hierzu Tafel XVII und XVIII.

Dass das Amphibienei nicht ein so einfaches und harmloses Entwickelungsobjekt ist, wie man nach Betrachtung der hübschen Ziegler'schen Modelle glauben möchte, bleibt wohl keinem Beobachter verborgen. Bei genauerem Studium sieht man vielmehr, dass dasselbe zahllose Tücken und Kniffe entfaltet, um die wirklichen Vorgänge seiner Entwickelung mit einem dichten Schleier zu verhüllen. Das ist der Grund, weshalb an diesem so leicht zugänglichen Objekt noch in den beiden letzten Decennien von scharfsinnigen Beobachtern fundamentale Thatsachen aufgedeckt werden konnten und weshalb andererseits bis in die neueste Zeit über sehr wichtige Fragen der Entwickelung eine Einigung nicht erzielt wurde.

Es sind hauptsächlich zwei Umstände, die eine Untersuchung besonders in den ersten Entwickelungsstadien dieser Eier erschweren: die eigentümliche Verschiebung von Zellen bei Bildung der Blastula und Gastrula und die von der Schwere abhängige physiologische Drehung des Eies. Über diese Vorgänge haben die Untersuchungen von Goette, O. Hertwig, Pflüger, Roux, Born, O. Schultze u. a. Aufklärung gebracht. Als Pflüger in der Herstellung der Zwangslage (23, II, p. 312) ein Mittel gefunden hatte, die Drehung des Eies nach der Befruchtung zu verhindern, machte er die wichtige Entdeckung, dass der Urmund nach seiner „Entstehung von einer Stelle des Eiäquators auf dem Eimeridian nach der gegenüberliegenden Stelle des Äquators durch die nach abwärts gekehrte weisse Hemisphäre läuft, ohne dass die Achse des Eies

sich bewegt" (23, III, p. 38) und weiterhin, dass das Centralnervensystem sich nicht nur gelegentlich bei abnorm gerichteten Eiern, sondern normalerweise auf der weissen Hemisphäre des Eies entwickelt (23, III, p. 47). Diese beiden Erscheinungen wurden von Roux auf Grund zahlreicher Experimente und seiner Entdeckung der Asyntaxia medullaris so erklärt, dass bei der Gastrulation „das Material zur Bildung der Medullarplatte jederseits durch seitliches Herabwachsen vom Äquatorrande aus auf die Unterseite der Eier geschoben wird und dass diese von beiden Seiten her einander entgegenwachsenden Platten unten in der Medianebene miteinander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet successive und zwar in cephalokaudaler Richtung statt" (31, p. 701). Im Gegensatz zu Pflüger und Roux vertritt O. Schultze die Ansicht, dass „eine Verschiebung des Urmundes über die Unterseite des Eies nicht stattfindet", dass die Bewegungen des Urmundes „nur durch Rotationen des Eies um eine auf der Medianebene senkrechte Horizontalachse bedingt" seien (35, p. 26) und dass „das Matrial für das centrale Nervensystem und den Rücken des Embryo in der oberen protoplasmareichen Hemisphäre des Eies" liegt (35, p. 25). Der Gegensatz zwischen den beiden Auffassungen ist also so gross, wie O. Hertwig bemerkt, „dass Roux an diejenige Stelle der Eioberfläche die Kopfanlage verlegt, an welcher Schultze den Schwanz des Embryo entstehen lässt" (18, p. 425). Ich begnüge mich hier mit diesen wenigen Andeutungen über die Differenz zwischen Roux und O. Schultze, weil O. Hertwig vor kurzem erst diese Streitfrage besprochen hat (18, p. 425 ff.). Die Veranlassung, zu dieser Frage Stellung zu nehmen, liegt für mich lediglich in der Beziehung der Extraovate des Eies zu den Organbezirken des Embryo und zu den künstlich erzeugten Missbildungen desselben. Und da auch diese Dinge dem eigentlichen Zweck meiner Untersuchung ferner lagen, werde ich nur ganz kurz darauf eingehen.

I. Die Bedeutung der Extraovate für die Frage der organbildenden Keimbezirke.

„Das Prinzip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält, und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem spätern Organ sich wiederfindet, nenne ich das Prinzip der organbildenden Keimbezirke“ (His, 19b, p. 19). Ganz im Gegensatz dazu vertritt Pflüger die Auffassung, „dass dasselbe Organ aus sehr verschiedenen Teilen desselben Eies entstehen könne je nach der Lage, welche man künstlich der primären Achse des Eies aufzwingt, und dass ferner der Embryo in diesem je nach der Lage des Eies sich an sehr verschiedenen Orten entwickelt“ (23, II, p. 616). Diese Theorie ist — neuerdings besonders von O. Hertwig (17, 16) — als die der „Isotropie“ des Eies der der „organbildenden Keimbezirke“ gegenübergestellt worden. Auf Grund seiner eigenen und der Born'schen Experimente (9) vertritt dagegen Roux (Roux, 29c, p. 309 ff. die Ansicht, dass die Isotropie des Dotters keine vollkommene, aber doch ein gewisses hohes Mass derselben erwiesen ist. Dementsprechend hat das Prinzip der organbildenden Keimbezirke für das ungeteilte Ei keine Geltung, mit der Furchung aber beginnt es eine feste Bedeutung zu erhalten; „und diese seine kausale und topographische Bedeutung wird mit dem Fortschreiten der Furchung eine immer speziellere, denn durch dieselbe werden verschiedenwertige der direkten Entwickelung dienende Idioplassonten mehr und mehr von einander geschieden und in typischer Anordnung lokalisiert“ (29c, p. 310).

In Bezug auf diese Frage war Roux durch seine ersten Anstechversuche am Amphibienei zu dem Resultat gelangt, „dass die cirkumskripten Defekte der Eisubstanz häufig cirkumskripte Defekte oder cirkumskripte Verbildungen an dem sonst wohlgestalteten Embryo zur Folge hatten; zweitens zeigte sich,

dass wesentlich derselbe Effekt entstand, einerlei in welchem Stadium der Furchung die Verletzung vorgenommen war“ (29, p. 458). Nach Verbesserung der Methode (Anwendung der Pflüger'schen Zwangslage und erhitzter Nadel [?]) erzielte er bestimmtere Resultate: Verletzung des schwarzen Pols ergab Defekt oder Narbe auf dem Bauche des Embryo; Zerstörung der ersten Anlage der Urmundslippe entsprach einem Bildungsdefekt im queren Gehirnwulst; verletzte er die Blastula oder die schon beginnende Gastrula seitlich am Äquator, so zeigte sich später ein Defekt annähernd in der Mitte eines Medullarwulstes u. s. w. (29, p. 700ff.). O. Schultze ist nun der Meinung, dass es gefährlich sei, aus „Missbildungen“ so weitgehende Schlüsse auf normales geschehen zu ziehen, wie es Roux thut (29, p. 26). Er giebt einen Erklärungsversuch dafür, dass bei den (ersten!) Versuchen Roux's „trotz der an gleicher Stelle der in Furchung stehenden Eier vorgenommenen Verletzung dennoch der Defekt an verschiedenen Organteilen der aus den Eiern hervorgehenden Embryonen angetroffen wurde; Roux fand z. B. bei Anstich am schwarzen Pol des sich furchenden Eies die Abnormitäten teils am Kopf, teils in der Mitte des Medullarrohres, teils am Schwanz des Embryo“ (34, p. 585). Den Grund sieht er darin, dass diese Eier in „Zwangslage“ waren, für welche die Pflüger'sche Erfahrung gelte, dass bei abnorm gerichteter Eiachse die Organe auf solchen Teilen der Oberfläche des Eies auftreten, an welchen sie normalerweise sich nicht entwickeln. (34, p. 586). „Wenn nun Roux bei dem sich furchenden Ei Substanzaustritte durch Verwundung bestimmt lokalisierter Gegenden anbringt, so tritt in den meisten Fällen, wie ich mich gelegentlich selbst überzeugte, ein Teil der Substanz in den an den einzelnen Eiregionen in verschiedener Weite vorhandenen, von Perivitellin ausgefüllten Raum zwischen Dotter und Dotterhaut. Diese ausgetretenen Eimassen behindern aber natürlich das Ei in seinem Bestreben, sich im Laufe der Entwickelung in

der Gleichgewichtslage zu erhalten. Das Ei vermag die Rotationen, welche aus der in Bezug auf seine Oberfläche häufig wechselnden Lage seines Schwerpunktes normalerweise resultieren, nicht auszuführen und ist in seiner „Drehfähigkeit" behindert, d. h. es befindet sich in Zwangslage. Für diese gilt aber das obige von Pflüger nachgewiesene Gesetz. Da nun je nach der Grösse des Substanzverlustes und dem Grade der gestörten Drehfähigkeit die Zwangslage eine wechselnde ist, so erklärt es sich, dass bei den Roux'schen Stichversuchen die Lagerungsbeziehung der Organe zu der an ein und derselben Stelle des sich furchenden Eies angebrachten Verwundungen eine so verschiedene war, wie das oben angeführte Beispiel nach jedesmaliger Verletzung des schwarzen Pols zeigt" (34, p. 586).

Wie schon angedeutet, beziehen sich diese Einwendungen auf die ersten Versuche Roux's, denen meine eigenen insofern entsprechen, als die später zu behandelnden Extraovate den in normaler Eihülle rotierenden Eiern (meist vom Axolotl) durch einfache Verletzung appliziert waren, wie es mir für meine Zwecke am einfachsten und geeignetsten erschien. Obgleich es nun keinem Zweifel unterliegen kann, dass die von Roux später angewandte Methode zur Entscheidung der Frage über die Keimbezirke des Amphibieneies bei weitem vorzuziehen ist, bedürfen doch auch die früheren zum Teil abweichenden Resultate einer Erklärung. Denn wir kommen ja nicht dadurch weiter, dass wir Schwierigkeiten aus dem Wege gehen, sondern dadurch, dass wir sie zu verstehen und zu erklären suchen. Und dann haben die von O. Schultze hervorgehobenen Schwankungen in den Resultaten nach meiner Ansicht noch ein besonderes Interesse, weil sie einen weiteren Einblick in die Reparationsfähigkeit des Eies gewähren, worauf schon Roux ganz kurz aufmerksam gemacht hat (31, p. 699). Dass aber gerade das Studium dieser Fähigkeit zur Aufklärung des Widerspruchs zwischen „Isotropie" und „organbildenden Keimbezirken"

von grösster Wichtigkeit ist, kann nach Roux' Unterscheidung zwischen regenerativer (indirekter) und typischer (direkter) Entwickelung als sicher gelten. Ich teile nun zunächst einige Versuche nach dem Tagebuch mit. Es handelt sich bei denselben ausschliesslich um Eier von Siredon pisciformis (Axolotl). Von diesen Molchen besitzt das vergleichend-anatomische Institut in Jurjew (Dorpat) zahlreiche Pärchen, die zu sehr verschiedenen Zeiten ablaichten; ich habe Eier im Februar, März, April und Dezember erhalten. Die Eier wurden einzeln von den Wasserpflanzen genommen und in der früher beschriebenen Weise operirt. Die Verletzungen waren gross, weil ich grosse Extraovate und womöglich Doppelbildungen erzielen wollte. Bei den Operationen wurde aseptisch verfahren, die Eier wurden in abgekochtem Wasser gehalten, welches einmal täglich gewechselt wurde. In der Regel einmal täglich untersuchte ich die Eier und liess sie sonst ganz unberührt. Eine absolut sichere und genau lokalisierte Operation ist bei diesen Eiern sehr schwer, weil sie, wie schon O. Schultze sagt, blitzschnell rotieren, wenn einmal der Schwerpunkt verlagert wird. Von genauen Bestimmungen der Operationsstellen musste deshalb Abstand genommen werden und es wurde für die Verletzungen nur der „schwarze Pol“ und „die Pigmentgrenze“ selten auch der „weisse Pol“ gewählt.

a) Verletzungen am schwarzen Pol.

No. 61. Siredon p. 10./12. 1892, 4^{05}, 2 Morulae, Extraovat $^1/_{32}$ und $^1/_4$. Am 11./12. 1^{00} ist das kleine Extraovat vom ersten Ei abgestorben; es hat sich ein sekundäres neben dem primären gebildet; beide Eier mit Extraovaten entwickelt. Am 15./12. sind am ersten Ei die Rückenwülste vereinigt, das weisse Extraovat liegt am Bauche ($61,_1$); beim zweiten Ei ($61,_2$) ist das Medullarrohr geschlossen, das Extraovat liegt ebenfalls am Bauch.

No. 62. S. p. Morula 10./12, 3^{55} angestochen, Extraovat klein

($^{1}/_{16}$). Am 11./12. haben sich Ei und Extraovat entwickelt, letzteres stark vergrössert ($^{1}/_{3}$!); am 12./12., 4^{00} findet sich neben dem grossen noch ein kleines Extraovat; 15./12., 4^{00} sind am Ei die Rückenwülste vereinigt, das Extraovat lebt, sitzt am Bauch; 16./12. 12^{45} sind am Ei die Ursegmente entwickelt, das Extraovat hat sich losgelöst.

No. 63. S. p. 10./12., 4^{40}, Morula, Extraovat $^{1}/_{8}$; am 14./12. sind am Ei die Rückenwülste ausgebildet, das Extraovat lebt, sitzt am Bauch.

Nr. 67. S. p. 11./12., 11^{00}, 10 Morulae operiert. Zwei Eier (67a) wurden am nächsten Tage konserviert; beim Beseitigen der Gallerthülle lösen sich die Extraovate, an einem Ei 3, ab. Am 13./12., 1^{00} wurden 3 Eier (67d 1—3) mit den Extraovaten skizziert. Alle 3 Eier haben Medullarrinne und queren Gehirnwulst angelegt, das Extraovat liegt bei allen am Bauche, etwas seitlich rechts oder links. Am 15./12. hat sich bei 67d 3 das Extraovat abgelöst und liegt in dem Raum, den die Leibeskrümmung des Embryo herstellt; 67d 1 wurde am 17./12., 12^{30} konserviert, trägt eine Geschwulst ventral in der Nähe des Halses; 67d 2 am 18./12, 6^{30} konserviert, Geschwulst am Bauch; 67d 3 hat am 21./12. die Kiemen entwickelt, das Extraovat hat sich abgelöst und liegt als geschrumpfte höckerige Blase neben dem Embryo in der Eihülle; konserviert am 25./12. 11^{00} in Mixtur. Von den übrigen Eiern waren 2 am 13./12., also nach 50 Stunden konserviert worden (67b 1—2); 67b 1 ist in Fig. 13 dargestellt; *das Extraovat ist vom dunkeln Pol nach dem Äquator verschoben.* Zwei andere Eier (67c 1—2) waren am 14./12. so verunstaltet, dass die Körperform nicht zu erkennen war; das Extraovat war mehrfach, knollig; sie wurden konserviert am 14./12. 11^{00}, die Extraovate lösten sich aber bei Beseitigung der Eihülle in Eau de Javelle ab. Ein Ei (Nr. 10) war gleich nach der Operation abgestorben.

Nr. 68. Siredon p. 11./12., 6^{45}, zwei feinkörnige Morulae am

schwarzen Pol operiert, Extraovat klein. Am 14./12, 10^{50}, haben beide Eier die Medullarwülste fast vereinigt, die Extraovate haben sich entwickelt und sitzen am Bauch, etwas seitlich; 15./12. Medullarrinne geschlossen, Extraovate seitlich am Bauch; 17./12., 12^{30} wurde 68,1 konserviert; das andere Ei war am 18./12., 6^{45}, zu einem Embryo entwickelt, der auf Druck lebhaft durch Schlagen reagierte und eine Geschwulst am Bauch trug; er wurde konserviert und ist in Fig. 16 (68,2), dargestellt.

Nr. 69. S. p., 11./12., 6^{48}, grobkörnige Morula am schwarzen Pol angestochen; Extraovat klein ($^1/_8$); 15./14., 11^{45}, sind die Medullarwülste am Ei geschlossen, das Extraovat liegt seitlich am Bauch; konserviert 19./12.

Nr. 70. S. p. 11./12., 6^{48}, feinkörnige Morula am schwarzen Pol angestochen. Am 14./12. sind am Ei die Medullarwülste fast geschlossen. Zwischen beiden Wülsten am Kopfende liegt das Extraovat; am 15./12., 11^{00}, sind am Ei die Ursegmente sichtbar. Das Extraovat ist aus dem Spalt zwischen den Wülsten herausgedrängt worden und hängt durch einen dünnen Stiel seitlich mit dem Kopf zusammen. Das Extraovat sass also nicht auf dem Rücken, sondern seitlich und ventral an einem Medullarwulst; eine am 16./12., 4^{15}, angefertigte Skizze zeigt das Extraovat an der linken Bauchseite, der äussere linke Rand reicht bis zum linken Medullarwulst, der rechte überragt die Medianebene des Bauches; es beträgt dem Volum nach $^1/_3$ des Eies, konserviert am 18./12., 10^{48}, in Wasser von 80^0 C. Nach Entfernung der Gallerthülle zeigte sich bei genauer Untersuchung, dass der lange Stiel des Extraovats am Kopf, etwas seitlich, ventral, festgewachsen ist, wie es Fig. 17a u. 17b in dorsaler und ventraler Ansicht demonstriert.

Nr. 71. S. p., 12./12., 11^{00}, 10 Blastulae am schwarzen Pol operiert, Extraovat $^1/_{15}$—$^1/_8$. Nachdem drei Eier in Verlust geraten waren, wurden am 15./12. die übrigen 7 entwickelt ge-



13
extr
um
14
k
extr
schw
15
extr
schw
k
16
h
extr
17a
st
k
extr
h
17b
k
st
extr
18
h
extr
21
schw
us
19
extr
22
k extr
23
t
um
schw
23a
us
k
23b
schw
20
um
k
20a
d
us

funden, bei vielen waren die Ursegmente deutlich. Die Extraovate waren meist durch einen langen Stiel mit dem Ei verbunden und so verlagert, dass der Ursprung schwer festzustellen war. Am 17./12., 12^{40}, waren Eier zu Embryonen entwickelt und die genaue Untersuchung mit der Lupe zeigte den Ursprung des Extraovats bei 71, 1—2 am Bauch, 71, 3—4 seitlich am Bauch, 71, 5 seitlich und unten (ventral) am Kopf, 71, 6—7 unten (ventral) am Kopf. Bei 71, 1 war am 21./12., 10^{00} das Extraovat abgelöst und schwamm neben dem Embryo in der Hülle; konserviert am 23./12., 5^{00} (dargestellt in Fig. 19). Die übrigen Eier wurden am 18./2., 4^{00} konserviert; 71, 6 ist in Fig. 22 dargestellt (Acephalus!)

Nr. 72. S. p. 12./12., 10^{00}, 7 Blastulae am schwarzen Pol mit dem Keilmesserchen weit geöffnet. Bei einigen entstand ein grosses Extraovat, bei anderen, die vielleicht schon weiter entwickelt waren, ein sehr kleines. Von den Eiern gingen bis zum 15./12. drei zu Grunde, bei einem vierten trat spurlose Verheilung ein. Zwei andere Eier entwickelten sich zu schwer difinierbaren Monstra, von denen eins ein gestieltes Extraovat seitlich am Rücken trug; das letzte war am 23./12. zu einem vollständigen Embryo ausgebildet, der unten und etwas seitlich am Halse eine Geschwulst besass.

Nr. 75. S. p. 12./12., 7^{15}, 6 Blastulae am schwarzen Pol mit dem Keilmesser angestochen. Das Messer wird vorsichtig zurückgezogen und deshalb tritt das Eimaterial nur spärlich und allmählich aus. Am 15./12. wurden 2 Eier, deren Wunden ganz vertheilt waren, konserviert. Die genauere Besichtigung der Eier am 17./12., 4^{00}, ergab, dass sie sich alle weiter zu mehr oder weniger vollkommenen Embryonen entwickelt hatten; 75, 1 zeigte einen Defekt am Halse unten, 75, 2 einen Wulst rechts seitlich am Halse, 75, 3 ein kugeliges Extraovat am Halse unten, 75 4—5 waren monströs mit (vielleicht entwickeltem) Extraovat am Bauche.

Nr. 89. S. p. 14./12., 5^{00}, 10 Blastulae, die bis dahin in einem kühlen Raum mit 12° C. Temperatur gehalten waren, wurden mit dem Keilmesser am schwarzen Pol operiert und dann wieder in denselben kühlen Raum gebracht. Sie entwickelten sich bei der niedrigen Temperatur so langsam, dass am 20./12. erst bei den vorgeschrittensten die Ursegmente deutlich wurden. 89,1 hatte am 20./12., 1^{00}, bei der Konservierung die Rückenwülste noch nicht ganz vereinigt und zeigte ein Extraovat am Bauch, 89,2 eine Geschwulst am Halse links, 89,3 einen Höcker an der rechten Seite des Bauches. Bei 5 Embryonen waren am 20./12, 1^{00}, weder Defekt, noch Geschwulst bemerkbar, Regeneration und Entwickdlung sind also bei der niedrigen Temperatur langsam, aber ordnungsmässig verlaufen.

Von späteren im April 1893 angestellten Versuchen hebe ich noch als charakteristisch hervor Nr. 116. Siredon p., *Morula*, 19./3., 6^{00} am schwarzen Pol operiert. Am 21./3., 11^{00} fand sich das entstandene Extraovat nach abwärts verlagert, fast am *Äquator* des Eies, und der Urmund war schon ziemlich klein. Bei Konservierung des Embryo am 26./3. lag das Extraovat am Halse. Sodann hebe ich noch ein früher beschriebenes Präparat hervor. Eine am schwarzen Pol operierte Gastrula vom Axolotl (78,1) war scheinbar glatt geheilt, wies aber bei genauer Besichtigung einen Ektodermdefekt am Bauch auf (Fig. 5).

b. Verletzungen an der Pigmentgrenze.

An der Pigmentgrenze operiert wurden Nr. Nr. 64, 65, 73, 76 mit zusammen 16 Eiern dieser Brut (Dezember 1892). Um nicht zu ermüden gebe ich die Protokolle nicht ausführlich wieder, sondern stelle die Resultate dieser Versuchsreihe in der nachfolgenden Tabelle zusammen. Dass in der Tabelle von den 16 operierten Eiern nur 9 Erwähnung finden, erklärt sich daraus, dass die übrigen abstarben oder undefinierbare Monstra lieferten. Diese Eier wurden hier, wie in anderen Fällen, unberücksichtigt gelassen.

c) Verletzungen am Urmund.

Nr. 113. S. p. 21./3., 11^{00}, Gastrula mit ziemlich kleinem Urmund am Urmundrande angestochen; es bildete sich an der Wundstelle ein kleines Extraovat. Am 26./3., 7^{60} waren Kopf und Schwanz des Embryo entwickelt und es zeigte sich ein Defekt an der Stelle des Afters.

d) Kombinierte Verletzungen.

O. Schultze hat mehrfach vorhandene „natürliche Lokalisationsmarken" an Axolotl- und Froscheiern in scharfsinniger Weise zum Studium der Materialverschiebungen in den ersten Entwickelungsstadien erfolgreich verwandt (35). Ich habe einige Male experimentell zwei Marken in Form von Extraovaten an verschiedenen Stellen des Eies vom Axolotl hergestellt, einerseits um ebenfalls die Verschiebungen des Zellenmaterials zu beobachten, andererseits aber, um festzustellen, ob das Ei durch Extraovate in seiner Drehbarkeit behindert wird oder nicht.

Nr. 102. S. p. 26./2., 1893, 6^{00}, zwei grobkörnige Morulae am schwarzen Pol und an der Pigmentgrenze angestochen. Das Extraovat an der letzteren (b) war am folgenden Tage nur wenig — ca. 10° — abwärts verschoben, dasjenige des schwarzen Pols dagegen (a) war in derselben Zeit bei beiden Eiern um ca. 70° abwärts gerückt und lag beim ersten Ei (102a) am nächstfolgenden Tage (28./2.) fast auf demselben Parallelkreise wie das Extraovat b und ca. 30° links von demselben. Beim zweiten Ei (102b) lag nach 24 Stunden das Extraovat a dicht über b und nach 48 Stunden (28./2.) dicht neben ihm an der linken Seite. Nach dem 28./2. entwickelten sich die Eier nicht weiter.

Nr. 123. S. p. 27./3., 4^{15}, drei grobkörnige Morulae am schwarzen Pol (a) und an der Pigmentgrenze (b) angestochen. Bei dem ersten Ei (123a) waren am 29./3. beide Extraovate ab-

wärts verschoben. Extraovat a liegt in der Mitte zwischen schwarzen Pol und Äquator, wurde also um etwa 45° abwärts verlagert; Extraovat b liegt neben dem schon ziemlich klein gewordenen Urmund und war nur um ca. 30° von der Ursprungsstätte entfernt. Letzteres Extraovat war am 30./3., 6^{00} bei Konservierung des Embryo, dessen Medullarwülste geschlossen waren, verschwunden. Das zweite Ei (123b) besass am 29./3. ebenfalls zwei Extraovate; Extraovat a war nur um etwa 20° vom Pol nach unten verlagert, das andere lag am Äquator fast an seinem Ursprungsort, war aber sehr klein und am folgenden Tage nicht mehr vorhanden. Das Ei hatte sich am 30./3. zu einem Embryo mit geschlossenem Medullarrohr entwickelt, wurde konserviert und zeigte nach dem Mikrotomieren das Extraovat a am Bauche (Fig. 8). Das dritte Ei besass am 29./3. ebenfalls zwei Extraovate, die in ähnlicher Weise verschoben waren, wie die beschriebenen. Es zeigte schon an diesem Tage Absterbungserscheinungen und entwickelte sich nicht weiter. An den beschriebenen Eiern machte ich Versuche über Drehbarkeit, indem ich die Gallerthülle zwischen zwei Fingern fasste und nun mit freiem Auge und mit der Lupe die Beweglichkeit beobachtete. Die beiden ersten Eier, die sich bis zur Konservierung am 30./3., 6^{00}, weiter entwickelten, drehten sich samt ihren Extraovaten in der Gallerthülle, wenn auch nicht so schnell, wie normale Eier; das dritte absterbende Ei drehte sich nicht. Ich stelle nun zunächst die mitgeteilten Versuchs-Resultate in einer Tabelle zusammen.

Beziehung zwischen Verletzungsstelle des Eies und Lage des Extraovats beim Embryo (Siredon pisciformis).

Operation am schwarzen Pol	Extraovat	Operation an der Pigmentgrenze	Extraovat	Andere Operationen
61, 1—2 Morula, grosszellig	am Bauch	64, 1 Morula, grosszellig	am Schwanze oben	Nr. 113 Verletzung des schon kleinen Urmundes einer Gastrula, die einen Defekt an Stelle des Afters beim Embryo zur Folge hatte.
62 Morula, grosszellig	„	64, 2 Morula, grosszellig	am Rücken	
63 Morula, grosszellig	„	65, 1 Morula, grosszellig	„	
67 d 1—3 Morula, grosszellig	„	65, 2 Morula, grosszellig	„	
68, 1—2 Morula, kleinzellig	„	65, 3 Morula, grosszellig	am Bauche (!) seitlich	
69 Morula, grosszellig	am Schwanz unten seitlich	73, 1 Blastula	am Schwanze oben links	Nr. 102 u. 123 — 5 grosszellige Morulae am schwarzen Pol und an der Pigmentgrenze operiert. Das Extraovat vom schwarz. Pol verschiebt sich bis zu 70° abwärts, das an der Pigmentgrenze nur bis zu 30°.
70 Morula, kleinzellig	am Halse seitl.	73, 3 „	am Schwanze oben rechts (Defekt)	
71, 1—2 Blastula	am Bauch			
71, 3—4 „	am Bauch seitlich	73, 4 „	am Bauche (!) seitlich	
71, 5 „	am Halse seitl.	76, 1 „	am Schwanze links seitlich	
71, 6—7 „	am Halse			
72, 3 „	am Rücken (!) seitl. gestieltes Extraovat (Monstrum!)			
72, 5 „	am Halse seitl.			
75, 1 „	am Halse (Defekt)			
75, 2 „	am Halse rechts			
75, 3 „	am Halse			
75, 4—5 „	am Bauch			
89, 1 „	„			
89, 2 „	am Halse links			
89, 3 „	am Bauche rechts			
116 Morula	am Halse			
78, 1 beginnende Gastrula	am Bauche			
30		9		6

Auf Grund vorstehender Tabelle versuche ich nun die Ergebnisse der Experimente zu erörtern und allgemeinere Schlüsse aus denselben zu ziehen.

Die 30 Operationen am schwarzen Pol des Eies ergaben in 29 Fällen ein **ventral** am Halse, Bauche oder Schwanze gelegenes Extraovat[1]); nur einmal wurde bei einem monströs entwickelten Embryo (72, 3) ein gestieltes Extraovat seitlich am Rücken gefunden. Wie der Bericht des Tagebuches lehrt (p. 365), waren die Blastulae dieses Versuches mit dem Keilmesserchen am schwarzen Pol so weit geöffnet worden, dass nur bei einer derselben Verheilung eintrat, dass drei gleich zu Grunde gingen, zwei zu unförmlichen Monstra wurden und nur eins zu einem vollständigen Embryo mit Geschwulst am Halse seitlich heranwuchs. Es kann demnach diese Ausnahme kaum in Betracht kommen, sie wurde aber erwähnt, weil sie lehrt, dass unter abnormen Bedingungen auch abnorme Bildungen entstehen können.

Aus den neun Operationen an der Pigmentgrenze resultierten sechs **dorsal** am Rücken oder Schwanze gelegene Extraovate, in einem Falle ist im Tagebuch die Lage nur als „am Schwanze links seitlich" bezeichnet (76, 1) ohne weitere Bestimmung, ob dorsal oder ventral, und in zwei Fällen befanden sich die Extraovate seitlich am Bauche. Das Ergebnis dieser Versuche ist also — von der geringeren Zahl derselben abgesehen — schwankender, als das der vorher mitgeteilten und die Ursache liegt nahe: während es verhältnismässig leicht ist, den

1) Schon in seinem 5. Beitrage zur Entwickelungsmechanik des Embryo (1888) gelangte Roux durch Anstichversuche mit nicht erhitzter Nadel zu einem ganz entsprechenden Resultat. Er sagt in der Anmerkung (29a p. 33): „Hinsichtlich der topographischen Beziehungen der Teile des Eies zu denen des Embryo ist es von Interesse, dass, wenn der Stiel des Extraovates mit dem Ei, bezw. Embryo in Verbindung blieb und der Anstich an der schwarzen, obern Hemisphäre erfolgt war, dann dieser Stiel später auf der ventralen Seite des Embryo sass."

schwarzen Pol und seine nächste Umgebung bei den Operationen an diesen Eiern sicher zu treffen, machen die schnellen Rotationen der Axolotleier ein sicheres Operieren an der Seite sehr schwer, wovon man sich durch einfaches Probieren leicht überzeugen wird. Man wird also nicht fehl gehen, wenn man das durch die überwiegende Mehrzahl der Fälle (6) erlangte übereinstimmende Resultat als das der Wahrheit entsprechende ansieht und die abweichenden Fälle (2 resp. 3) auf die Fehler der Methode zurückführt. Das wichtige Ergebnis dieser Experimente sehe ich also darin, dass Verletzungen an der Pigmentgrenze Extraovate oder Defekte an der dorsalen Seite des Embryo zur Folge haben.

Die wenigen anderen Operationen bedürfen keiner besonderen Besprechung für die hier zu berührende Frage, da ihr Resultat mit dem der andern Versuchsreihen in Einklang steht.

Die Frage nun, auf die es hier ankommt und die im Eingange genauer diskutiert wurde, ist die über organbildende Keimbezirke überhaupt und über die Verteilung des Keimmaterials am Amphibienei insbesondere. In Bezug auf letzteren Punkt muss ich mich auf Grund meiner Experimente dahin aussprechen, dass die von Pflüger, Roux und neuerdings O. Hertwig vertretene Anschauung, nach welcher das Centralnervensystem beim Amphibienei sich normalerweise auf der weissen Hemisphäre entwickelt, die richtige ist und dass die von Roux (p. 701), dem sich O. Hertwig anschliesst (18, p. 427), gegebene Erklärung für die Bildung des Urmundes und der Medullarplatte die Ergebnisse der Anstichversuche allein richtig erklärt.

Dass die von mir angewandte Methode grosse Mängel hat, muss freilich zugestanden werden, und insofern ist die Skepsis von O. Schultze berechtigt. Der Hauptmangel ist der, dass die Extraovate die Drehbarkeit des Eies, die zur normalen Entwickelung gehört, beeinträchtigen. Dass aber, wie O. Schultze

meint, das Ei sich in Zwangslage befindet und Rotationen überhaupt nicht ausführen kann, glaube ich nicht. Aus meinen kombinierten Anstichversuchen muss ich schliessen, dass die Extraovate unabhängig von einander ihre Lage am Ei verändern, d. h. dass sie sich trotz der umgebenden Dotterhaut auf der Oberfläche des Eies verschieben können. Das folgt daraus, dass z. B. das Extraovat a vom schwarzen Pol um ca. 70°, das von der Pigmentgrenze b nur um ca. 10° nach abwärts verschoben war. Daraus muss man schliessen, dass die Dotterhaut mit der innersten Hüllschicht (O. Schultze) trotz ihrer Festigkeit doch nachgiebig génug ist, um ohne Zerreissung eine sehr langsame Verschiebung der Extraovate resp. des Eies innerhalb dieser Hülle zu ermöglichen. Dazu kommt noch die makroscopisch leicht sichtbare Drehbarkeit des Eies mit den Extraovaten und der Dotterhaut in der mittleren resp. äusseren Hüllschicht. Ein Blick auf Figur 3, 4, 6, 7 und Figur 19 wird leicht darthun, in welcher Weise diese Verschiebungen und Drehungen vor sich gehen können. Wenn ich O. Schultze recht verstehe, hat er ähnliche Verschiebungen auch bei seinen natürlichen Lokalisationsmarken gesehen. Diese bestanden öfter (31, p. 16 ff., 9a, 11a, 18a, 20a, 77) aus „knopfförmigen Prominenzen", die sich wohl nur durch ihre geringe Grösse von Extraovaten unterscheiden und werden nach O. Schultze's Beobachtungen mehr oder weniger verschoben, zuweilen (18a) auch abgeschnürt.

Ich ziehe aus dem Mitgeteilten den Schluss, das Extraovate zwar die Beweglichkeit des Eies beeinträchtigen und deshalb häufig ein Absterben des Eies veranlassen, dass sie aber doch selber einer langsamen Verschiebung fähig sind und dadurch auch dem Ei unter günstigen Umständen die Herstellung des stabilen Gleichgewichts und damit die weitere Entwickelung ermöglichen. Diese Materialverlagerungen in Ei und Extraovat erfordern Zeit und daran liegt es, dass operierte Eier, wie schon

Roux beobachtete, sich langsamer entwickeln, als normale Kontrolleier.

Welches sind nun aber die Ursachen der Verlagerungen, die an den Extraovaten beobachtet werden?

Die erste Ursache muss in der Verschiebung von Zellen gesucht werden, auf welche im Eingange verwiesen wurde. Sie hat ihren Grund in der stärkeren Zellproduktion am schwarzen Pol, wie Götte, O. Hertwig und O. Schultze ausführlich auseinandersetzen, und ist deshalb im allgemeinen nach unten gerichtet. Für die Entwickelung ist dieser Vorgang so wichtig, dass Rauber in der Zellenwanderung und Zellenverschiebung eine der vier Grundfunktionen (Zellenvermehrung, Zellenvergrösserung, Zellenwanderung, Zellendifferenzirung) der ontogenetischen Entwickelung sieht (24, p. 17). Sie bleibt nicht auf die oberflächliche Ektodermschicht beschränkt, sondern erstreckt sich — wohl mit abnehmender Intensität — auch auf die centraler gelegenen Elemente und es ist deshalb verständlich, dass ein die ganze Dicke der Eiwand durchsetzendes Extraovat in die langsam aber unwiderstehlich wirkende Flut hineingezogen wird. Dass dabei diese Verschiebungen von Zellen nicht gleichmässig auf der ganzen Oberfläche des Eies geschehen, folgt aus den Beobachtungen von O. Schultze.

Eine weitere und wahrscheinlich stärker wirkende Ursache für die Verlagerungen der Extraovate aber muss ohne Zweifel in der Schwerkraft gesucht werden. Sie wirkt nicht nur auf das Ei, sondern auch auf das ausgetretene Eimaterial des Extraovats und wird durch stetigen Zug eine ausgiebigere Verlagerung dieser Gebilde herbeiführen können, als die Zellverschiebungen es vermögen. So bin ich z. B. der Ansicht, dass die starke Verschiebung des Extraovats in Fig. 13 vom schwarzen Pol zum Urmund vorzugsweise eine Wirkung der Schwerkraft ist, denn aus Beobachtungen von Roux und O. Schultze muss man schliessen, dass normalerweise eine so starke Materialver-

schiebung durch Zellenwucherung an dieser Stelle und in diesem Stadium der Entwickelung nicht vorkommt. Die Wirkung der Schwere aber wird wieder durch die Grösse und Form der Extraovate bestimmt, denn es ist ohne weiteres klar, dass sie sich bei einem gestielten Extraovat viel energischer bethätigen kann, als bei einem mit breiter Basis der Eiwand aufsitzenden.

Es ist demnach die definitive Lage eines Extraovats beim ausgebildeten Embryo ein Produkt aus vielen Faktoren. Zellverschiebungen durch ungleich starke Zellvermehrung an einzelnen Stellen des Eies, Wirkung der Schwerkraft auf das Ei und andererseits — oft im entgegengesetzten Sinne — auf das Extraovat, verschiedene Stärke dieser Wirkung je nach Grösse, Form und Lage des Extraovats — das sind die wesentlichen Komponenten, die hier in Betracht kommen und durch deren Variation zahllose Komplikationen hergestellt werden können. Nimmt man nun noch dazu die regenerativen Vorgänge, auf die schon Roux nachdrücklich verweist (31, p. 699, 701), so wird man sich nicht wundern, dass die durch Verletzung einer und derselben Stelle des Eies erzeugten Extraovate in ihrer Lage am Embryo so variieren, wie es die obige Tabelle lehrt und wie schon Roux und O. Schultze berichteten. Wenn nun trotzdem die überwiegende Mehrzahl der Experimente beweist, dass Verletzungen des schwarzen Pols Extraovate ganz allgemein am ventralen, Verletzungen der Pigmentgrenze solche am dorsalen Teil des Embryo hervorrufen, so darf man um so mehr schliessen, dass der schwarze Pol — wieder ganz allgemein gesprochen — zur Bauchseite, der weisse zur Rückenseite des Embryo wird.

Durch diese Erkenntnis ist für die allgemeine Frage der organbildenden Keimbezirke zwar nicht viel, aber doch etwas gewonnen, Wenn man bedenkt, dass wir auf diesem schwierigen Gebiet im Dunkeln tappen, in dem jeder Fehltritt in die Irre führt, so wird man das mitgeteilte Resultat, welches

dem von Pflüger und Roux gewonnenen entspricht, nicht unterschätzen. Während es Chabry (11) gelang, bei seinem einfacher gebauten Objekt (Ascidienlarve) durch die Eliminationsmethode diejenigen Zellen zu bestimmen, die dem Auge, dem Otolithen, den Haftpapillen u. s. w. den Ursprung geben, sind wir bei den Eiern der höheren Tiere von diesem Ziele noch himmelweit entfernt. Hier sind unsere Eingriffe unendlich roh und es passt auf sie immer noch Roux' Vergleich derselben mit dem Einwurf einer Bombe in eine neu gegründete Fabrik, um aus der Änderung der Produktion und dem Verlauf der weiteren Entwickelung der Fabrik nach der angerichteten Zerstörung einen Rückschluss auf ihre innere Organisation zu machen. Roux hat aber durch seine verbesserte Methode schon einen erfolgreichen Anfang zur genaueren Bestimmung der organbildenden Keimbezirke auch beim Amphibienei gemacht. Er hat das Zellenmaterial für den queren Gehirnwulst, für die Medullarwülste, für den Schwanz u. s. w. experimentell nachgewiesen (31, p. 700 ff.) und wir dürfen von einer speziell auf diesen Zweck mit seiner Methode — die wohl der im Wiener Referat mitgeteilten entspricht (?) — gerichteten Untersuchung weitere Aufschlüsse erwarten.

Aus meinen Mitteilungen über die Extraovate ergiebt sich ein weiterer Beleg für die Regenerations- oder besser allgemeiner gesagt Reparationsfähigkeit des Eies.

Durch die Schwere des Extraovats wird die Gleichgewichtslage des Eies alteriert, aber es passt sich dieser Störung an und entwickelt sich doch weiter. Die Schwerkraft verlagert auch das Extraovat und trotzdem geht die Entwickelung vorwärts. Es müssen also hier ganz in der Stille Verschiebungen und von der ursprünglichen Bestimmung abweichende Verwendungen von Zellen vorkommen, die auf eine Regeneration durch Umlagerung und Umdifferenzierung von Zellen (Roux) hinweisen.

II. Die Beziehung der Extraovate und Defekte zu künstlichen Missbildungen.

Seitdem die grosse zusammenstellende Arbeit von Dareste (12) über die künstliche Erzeugung von Monstrositäten erschienen ist (1877), haben die Untersuchungen zahlreicher Forscher uns weitere Aufschlüsse über diese Dinge gebracht. Da dieses Kapitel und seine Litteratur in jüngster Zeit zusammenhängend von Rauber (24), L. Gerlach (15a), Ahlfeld (1), Klaussner (21) und O. Hertwig (18) bearbeitet wurde, so sehe ich von Litteraturangaben zur Einführung ganz ab und citiere nur gelegentlich einige einschlägige Arbeiten.

Schon in seinem ersten Beitrage zur Entwickelungsmechanik des Embryo erzielte Roux durch seine Austechversuche eine Anzahl typischer Missbildungen beim Frosch. Durch Aufschlitzen einer der vier Furchungszellen des zweimal geteilten Eies erhielt er einen deutlichen Acephalus (29, p. 445); durch Anstechen an der schwarzen Hemisphäre nach dem Auftreten der vierten Furche bekam er eine eigenartige Missbildung mit Entwickelung bloss einer Antimere, die er Hemicormus lateralis nennt (29, p. 452); Aufschlitzen der Gegend der künftigen Rückenfurche lieferte eine Duplicitas posterior (29, p. 471) u. s. w. Weitere Missbildungen und zwar Halbbildungen erhielt er dann durch die bekannten Versuche über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln (29a), und endlich erzeugte er durch Anstechen einer Furchungskugel des Zweizellenstadiums, wonach sowohl die unverletzte Zelle als auch das Extraovat der verletzten je eine Gastrula lieferten, eine Doppelbildung (28). Durch die Versuche von Roux wurde bewiesen, dass Missbildungen bei Amphibien, über deren seltenes natürliches Vorkommen nur die wenigen Angaben von Born (6, 7, 8), Bruch, Braun (beide citiert bei Klaussner, p. 41—42) und Klaussner (21,

p. 42) vorliegen, auch experimentell erzeugt werden können. Ich habe solche Erfahrungen bei meinen Experimenten ebenfalls gemacht und gebe einen kurzen Bericht darüber.

In dem vorhergehenden Aufsatz habe ich schon mitgeteilt, dass die durch Verletzung des Eies entstehenden Extraovate unter gewissen Umständen vergängliche Deformitäten oder auch länger bleibende Verbildungen am Embryo zur Folge haben können. In den Figuren 8, 9, 10, 14, 15, 17, 18 erscheinen dieselben als Anhängsel des Embryo, die wohl von dem heranwachsenden Tiere über kurz oder lang abgeschüttelt worden wären; sie bilden Geschwülste von ganz charakteristischem Bau, der sich einfach so erklären lässt, dass die Extraovate bei ihrer Entwickelung auf dem Stadium der Blastula und vielleicht beginnenden Gastrula stehen geblieben sind. Über den feineren Bau derselben habe ich früher schon Angaben gemacht, auch erwähnt, dass sich Mesoderm in denselben nicht nachweisen liess. Immerhin muss es aber als durchaus möglich und sogar wahrlich gelten, dass solche Geschwülste unter Umständen sich länger erhalten und auch vaskularisiert werden können, sobald einmal das Gefässsystem sich überhaupt ausbildet. Das in Fig. 16 vorgeführte Extraovat ist durchaus ungestielt und bildet einen grossen Teil der Halsregion am Embryo. Die Möglichkeit des Abschüttelns kann hier ausgeschlossen werden; die Geschwulst hätte also mit dem durchaus kräftigen Embryo weiter persistieren können.

In anderen Fällen entstehen durch die Verletzungen Defekte am Embryo, die als typische Missbildungen auftreten können. Dahin gehört die vielberufene Spina bifida, über deren natürliches Vorkommen bei Amphibienembryonen jüngst O. Hertwig eine sehr sorgfältige und eingehende Untersuchung angestellt hat. Nach unserer jetzigen Kenntnis, die wir in erster Linie Roux verdanken, können wir dieselbe auffassen als geringeren Grad der Asyntaxia medullaris (Roux), bei

welcher die normale Vereinigung der beiden Seitenhälften „der Medullarplatte vom Äquatorrand der Blastula her und damit auch die Vereinigung dieser beiden Hälften in der Medianlinie auf der Unterseite ausgeblieben ist“ (Roux 31, p. 700). Im Anschluss an Roux und mit genauerer Präcisierung einer ähnlichen Auffassung von v. Recklinghausen spricht sich O. Hertwig dahin aus, dass diese Missbildung „in einer Hemmung besteht, welche der Verschluss des Urmundes erfährt“ (O. Hertwig, 18, p. 423). Eine solche Spina bifida ist in Fig. 21 dargestellt. Über ihre experimentelle Darstellung sagt das Tagebuch: No. 122. Siredon pisciformis, 27./2. 1893, 4^{00}, eine Furchungskugel des Vierzellenstadiums bei 12 Eiern angestochen. Am 2./3. waren bei zwei der Embryonen Defekte am Schwanzende bemerkbar und bei der Konservierung und genaueren Besichtigung am 4./3., 4^{00}, zeigten beide eine Spina bifida. Von den übrigen Eiern waren vier abgestorben, sechs hatten sich zu vollkommenen Embryonen entwickelt, die nur kleiner waren als normale. Fig. 21 zeigt die hinten nicht zur Vereinigung gelangten kaudalen Partien der Medullarwülste mit zugehörigen Ursegmenten und zwischen ihnen den nicht überwachsenen Teil des Urmundes (vgl. O. Hertwig, p. 18, Tafel XVI, Fig. 11, 12, 17, 18, 19 ff).

Über die experimentelle Herstellung einer anderen Spina bifida, die in Fig. 20a dargestellt ist, habe ich im vorigen Aufsatz berichtet (p. 342). Fig. 20 zeigt die Operationsstelle über dem Urmund in der Dorsalplatte. Die Excision erzeugte einen Materialdefekt, so dass die Vereinigung der seitlichen Hälften der Medullarplatten an dieser Stelle unterblieb. Bei einer Gastrula dieses Stadiums sind also die Materialien für die einzelnen Organe schon soweit geschieden, dass man durch operative Eingriffe ganz bestimmte Defekte und Missbildungen erzielen kann.

Dies wird weiterhin bewiesen durch die Operation, deren Ergebnis in Fig. 23a und 23b vorgeführt wurde. No. 120. S.

p. 21./3., 6^{30}, zwei Gastrulae oben in der „Rückenrinne" (O. Hertwig) operiert. Am 25./3., 6^{30}, wurden beide konserviert; der eine Embryo besass einen Defekt an der Seite des Kopfes, war aber sonst gut ausgebildet, der andere zeigte die in Fig. 23a und 23b veranschaulichte Deformität des Kopfes, die man nach Foerster (15, p. 58) als Mylacephalus bezeichnen kann.

Eine ähnlich starke Missbildung des Kopfes entstand bei der Operation No. 71, die früher schon ausführlich mitgeteilt wurde. Von den 10 Axolotl-Blastulae, die am schwarzen Pol verletzt wurden, produzierte eine den Embryo 71, 6, der an Stelle des Kopfes eine runzelige Blase, das veränderte Extraovat, aufwies. Da der übrige Körper gut entwickelt ist, habe ich diese Missbildung als Acephalus bezeichnet (Fig. 22).

Den Roux'schen Fundamentalversuch über das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies bestätigt für das Ei vom Axolotl Versuch No. 125. S. p. 28./3. 1893, 11^{00}. Eine Furchungskugel des Zweizellenstadiums angestochen (4 Eier). Von den vier Eiern „gingen drei zu Grunde, aus dem vierten entwickelte sich ein Hemiembryo dexter" (2, p. 497).

Ein merkwürdiges Beispiel von Anpassungsfähigkeit eines Embryo an eine erzwungene Deformation, die schon Roux konstatierte (29, p. 516), erlebte ich bei dem Versuch No. 87. S. p. 14./12. 1892, 4^{45}. Eine Gastrula wurde bei einem Anstichversuch zufällig so gedrückt, dass sie eine vollständige Sanduhrform annahm, an deren unterer Ausbauchung gerade am Ende der Längsachse der Urmund lag. Am 16./12., 7^{00} hat sich ein vollständig normaler Embryo mit Kopf, Schwanz, Ursegmenten und Kiemenwülsten gebildet, der sich aber durch ausserordentliche Schlankheit von einem normalen Tiere unterschied.

Für die allgemeine Pathologie sind sodann die Beobachtungen über Intraovate, die ich im vorigen Aufsatze mit-

teilte, von Interesse (p. 339 ff.). Es handelt sich bei denselben um losgerissene Zellkomplexe der Eiwand, die in das Innere des Eies verlagert werden und noch durch eine Brücke mit der Ursprungsstelle in Verbindung stehen, oder auch ganz isoliert sind. Es ist damit eine experimentelle Grundlage für das Verständnis der Entstehung von Dermoiden und anderen kongenitalen Geschwülsten gegeben, wenn auch nicht behauptet werden soll, dass in den vorliegenden Experimenten eine solche Geschwulst wirklich geschaffen war. Auf „Geschwulstkeime" hat schon Roux (29a, p. 65) hingewiesen und sie auch durch eine Zeichnung (Tafel II, Fig. 4, J.) veranschaulicht; er hat ferner diese Frage und die einschlägigen Versuche von W. Zahn (38), G. Leopold (22) und E. Fischer diskutiert, so dass ich mich in Bezug auf diesen Punkt kurz fassen kann.

Aus meinen Versuchen geht hervor, dass die Intraovate nicht gleich absterben, sondern lebendig bleiben — wie lange, muss dahingestellt bleiben! — und eine Art Entwickelung (Morula, Fig. 12c) durchmachen, wie ihre Vettern, die Extraovate. Nach allgemeiner Ansicht der pathologischen Anatomen müssen Dermoide so entstehen, wie es die Intraovate demonstrieren. Denn diese „sind wahrscheinlich weiter entwickelte, verirrte Keime des äusseren Keimblattes, welche in einer frühen Entwickelungsperiode schon dahin geraten sind, wo sie sich später entwickeln" (39, p. 265). „Bei diesen Formen (der Dermoide) können wir alle möglichen Übergänge von offenen Einstülpungen der äusseren Haut, wie sie nicht selten am Halse als spalt- oder fistelartige Dermoide vorkommen, bis zu solchen, welche nur sehr enge Kommunikationen mit der Haut besitzen und endlich solche, die vollständig abgeschnürt sind, nachweisen, wie dies zuerst von Heschl ausgeführt wurde" (Klebs, die allgemeine Pathologie, Jena, 1889, p. 806). „Dass solche Dermoide nicht nur in den Eiern der Säugetiere, sondern auch in den nahrungsdotterreichen Eiern, z. B. der Vögel, gelegentlich

gebildet werden, ist bekannt. Ich führe hier einen von mir selber beobachteten Fall an. Mir wurde im Winter 1889 in Dorpat ein fleischiger Körper von der Grösse und Gestalt eines Gänseeies gebracht, der soeben in einer Gans beim Herausnehmen der Eingeweide in der Bauchhöhle nahe der Leber festgewachsen gefunden worden war. Man hielt das Gebilde seiner Form wegen für ein „Ei, welches nicht hatte gelegt werden können". Beim Aufschneiden dieses Körpers erwies sich derselbe als eine Dermoidcyste, die innen ganz mit Federn erfüllt war; die Federn sassen fest im Innern der Wand, die sich als aus Haut bestehend darthat" (Barfurth, 4, p. 177—178). Doppelbildungen, wie sie jüngst Driesch (13, 14) experimentell herstellte, habe ich bei meinen Versuchen nicht beobachtet.

Ergebnisse.

1. Nach Verletzung des schwarzen Pols am Ei von Siredon pisciformis findet man am Embryo ein **ventral** gelegenes Extraovat; nach Verletzung der Pigmentgrenze liegt dasselbe **dorsal** (Roux).
2. Die Beobachtung der Extraovate, besonders mehrfacher durch kombinierte Verletzung gewonnener, zeigt, dass dieselben einer Verlagerung fähig sind.
3. Diese Verlagerung resultiert aus den Materialverschiebungen der Eiwand durch stärkere aktive Zellwucherung am schwarzen Pol (Götte, O. Hertwig, O. Schultze) und aus der Wirkung der Schwerkraft auf das Ei und auf das Extraovat; sie steht im Zusammenhang mit regenerativen Vorgängen im Ei.
4. Durch Operationen an der Morula, Blastula und Gastrula lassen sich Geschwülste von bestimm-

tem Bau, typische Defekte und Bildungshemmungen hervorbringen.

5. Die „Intraovate“ zeigen, dass man experimentell Zellkeime in das Innere des Eies verlagern kann, wie wir sie für die Bildung gewisser Geschwülste (Dermoide) voraussetzen müssen.

6. Die durch Operationen an der Morula, Blastula und Gastrula mit Extraovaten behafteten Eier lieferten keine Doppelbildungen.

Litteraturverzeichnis.

1. Ahlfeld, Die Missbildungen des Menschen. Leipzig, 1880, 1882.
2. Barfurth, D., Halbbildung oder Ganzbildung von halber Grösse? Anatomischer Anzeiger 1893. pag. 493—497.
3. — Bericht über Regeneration für 1891 (3 a) und 1892 (3 b). Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte.
4. — Extraovat und Intraovat. Sitzungsberichte der Dorpater Naturforschergesellschaft, 1892, pag. 173—178.
5. — Versuche über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Vortrag, gehalten auf der Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Göttingen 1893.
5a. — Zur Regeneration der Gewebe. Archiv für mikr. Anatomie. 37. Bd.
6. Born, G., Über Doppelbildungen beim Frosch und deren Entstehung. Breslauer ärztliche Zeitschrift, 1882. Referat eines Vortrages.
7. — Breslauer ärztliche Zeitschrift. Verhandlungen der med. Sektion der schles. Ges. für vaterl. Kultur. Sitzung am 30. Juni 1882. Unter 3000 Eiern von Rana esculenta, von denen sich kaum 2/3 entwickelt hatten, fand er 12 ausgeprägte Doppelembryonen, alles duplicitas anterior.
8. — Eine Doppelbildung von Rana fusca, Zoologischer Anzeiger 1881.
9. — Biologische Untersuchungen. 1. Über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv für mikrosk. Anatomie. 24. Bd. pag. 475—545.
10. — Erste Entwickelungsvorgänge; Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 1891. Wiesbaden, 1892.
11. Chabry, L., Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1887. pag. 167 ff.
12. Dareste, C., Recherches sur la production artificielle des monstruosités. Paris, 1877.
13. Driesch, H., Entwickelungsmechanische Studien. I. Mitteilung. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, 53. Bd. pag. 160 ff.

14. Driesch, H., Entwickelungsmechanische Studien. II. Mitteilung. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 55. Bd. pag. 1 ff.
15. Foerster, A., Die Missbildungen des Menschen. Jena, 1861.
15a. Gerlach, L., Die Entstehungsweise der Doppelmissbildungen bei den höhern Wirbeltieren. Stuttgart, 1882.
16. Hertwig, O., Experimentelle Untersuchungen über die ersten Teilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Sitzungsberichte der königl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Sitzung der physikal.-mathemat. Klasse vom 18. Mai 1893.
17. — Ältere und neuere Entwickelungstheorien. Rede, Berlin, 1892.
18. — Urmund und Spina bifida. Archiv für mikroskop. Anatomie, 39. Bd. pag. 353—503.
19. — Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Mit 19 Tafeln. Jena, 1883.
19a. His, W., Die Lehre vom Bindesubstanzkeim. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abteilung 1882.
19b. — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig, 1874.
20. Kastschenko, H., Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. Anatomischer Anzeiger, 1888, pag. 445.
21. Klaussner, F., Mehrfachbildungen bei Wirbeltieren. München, 1890.
22. Leopold, G., Experimentelle Untersuchungen über die Ätiologie der Geschwülste. Mit 13 Tafeln. Virchow's Archiv, 85. Bd., pag. 283 ff.
22a. Nussbaum, M., Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitt. Archiv für mikroskop. Anatomie. 26. Bd. 1886.
23. Pflüger, E., Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. I. Mitteilung. Pflüger's Archiv Bd. 31, pag. 311 ff. II. Mitteilung. 32. Bd., pag. 1 ff. III. Mitteilung. 34. Bd., pag. 607 ff.
24. Rauber, A., Formbildung und Formstörung in der Entwickelung von Wirbeltieren. Morpholog. Jahrbuch. 5. und 6. Bd. Mit Tafel 39—41 in Bd. 5.
25. Roux, W., Zur Frage der Achsenbestimmung des Embryo im Froschei Biologisches Centralblatt, 1888.
25a. — Über die Entwickelung des Extraovats der Froscheier. Jahresbericht der Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1889. Autoreferat in Hermann und Schwalbe, Jahresbericht, 1890. 18. Bd., pag. 605—606.
26. — Über die Selbstordnung der Furchungszellen. Bericht des naturwissenschaftl.-medizin. Vereins zu Innsbruck. Bd. 21, 1893. I., II., III. Mitteilung.
27. — O. Schultze, Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. Biolog. Centralblatt, 1887.
28. — Über das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Referat auf der 6. Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Wien 1892.
29. — Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 1. Zeitschrift für Biologie, 21. Bd. 1885. pag. 411—526.

29a. — Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 5. Virchow's Archiv, Bd. 114, 1888.
29c. — Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 7. Merkel und Bonnet, Anatomische Hefte, Februar 1893.
30. — Kritik der Arbeiten von O. Schultze über die Medullarplatte des Froscheies. Hermann und Schwalbe, Jahresbericht 1889, pag. 610—611.
31. — Über die Lagerung des Materials des Medullarrohrs im gefurchten Froschei. Anatom. Anzeiger 1888, pag. 697.
32. Rückert, Diskussion in der 2. Sitzung der Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in München. 1891, pag. 84.
32a. Ribbert, Über die Regeneration der Mamilla etc. Archiv f. mikr. Anat. 37. Bd.
33. Schultze, O., Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 47. Bd.
33a. — Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. Gratulationsschrift für Kölliker. Leipzig 1887.
34. — Über Achsenbestimmung des Froschembryo. Biologisches Centralblatt 1887.
35. — Über die Entwickelung der Medullarplatte des Froscheies. Verhandlungen der physikalisch-med. Gesellschaft zu Würzburg. 23. Bd. 1889.
36. — Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 45. Bd. pag. 177.
36a. Waldeyer, W., Archiblast und Parablast. Archiv f. mikr. Anat. 22. Bd
37. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena, 1892
38. Zahn, F. W., Über das Schicksal der in den Organismus implantierten Gewebe. Virchow's Archiv, 95. Bd. pag. 369 ff.
39. Ziegler, E., Lehrbuch der allgemeinen und speziellen pathologischen Anatomie und Pathogenese. Jena 1881.
40. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien. Cassel und Berlin 1885.

Erklärung der Figuren

auf Tafel XV—XVIII.

Gemeinsame Bezeichnung:

d = Dotterhaut	*i* = Intraovat
ect = Ektoderm	*m* = Medullarrohr
extr = Extraovat	*mes* = Mesoderm
ent = Entoderm	*u* = Urdarm
ei = Ei	*us* = Ursegment.
f = Furchungshöhle	

Die Figuren 1—12 wurden mit der Camera lucida bei 40- resp. 55facher Vergrösserung, Fig. 13—23 bei Lupenvergrösserung gezeichnet.

Fig. 1. Rana fusca, Gastrula, im unteren Drittel quer durchstochen. Kleines Extraovat (*extr*) aus Zellen aller drei Keimblätter von der Dotterhaut umgeben. Rechts vom Extraovat eine Stelle (*pr* Primitivstreif ?), in der alle drei Keimblätter verlötet sind, durch viele Schnitte zu verfolgen. In den vorhergehenden und nachfolgenden Schnitten zeigt sich die Ordnung der Keimblätter in das Extraovat hinein mehr oder weniger wieder hergestellt. Konserviert nach 7 1/2 Stunden. Vergr. 40. Querschnittsserie.

Fig. 2. R. fusca. Blastula, resp. beginnende Gastrula, denn der Pigmentrand war an einer Seite sehr scharf abgegrenzt und schon 4 Stunden nach der Operation war der Urmund deutlich. Das Ei wurde am weissen Pol angestochen; das Extraovat liegt neben dem Urmund; es ist von den Keimblättern der Gastrula aus postgeneriert; das Entoderm ist undeutlich abgegrenzt, Mesoderm ist nicht zu erkennen. Die Schnittrichtung entspricht der Längsachse durch Ei und Extraovat, bildet aber mit der Medianebene des Eies einen spitzen Winkel. *ft* Falte (oder Einstülpung ?) der Extraovatwand, die in anderen Präparaten (vgl. Fig. 7) noch viel deutlicher ist. *dz* Zellen des Dotterlagers, nicht differenziert. Konserviert nach 22 1/2 Stunden. Infolge

des Dotteraustritts hat sich die Wand des Eies etwas nach innen gefaltet, trotzdem sind die Keimblätter deutlich; bei *pr* waren alle Keimblätter verschmolzen (Primitivstreif?).

Fig. 3. R. fusca. Dasselbe Stadium wie in Fig. 2 beschrieben, seitlich, d. h. zwischen schwarzem Pol und Urmundanlage, operiert. Das Extraovat hat sich entwickelt, wird aber dann abgeschnürt und wie das Verhalten der Dotterhaut an der Abschnürungsstelle beweist, verlagert. Konserviert nach 5½ Stunden. Sagittalschnitt, entsprechend dem Stadium zwischen Fig. 29 und 30 bei Götte, Fig. 1 (33a) bei O. Schultze. Bei *ft* ist die Eiwand wieder nach innen gefaltet.

Fig. 4. R. fusca. Dasselbe Stadium am dunklen Pol operiert. Das Extraovat sitzt mit breiter Basis dem Ei auf und ist mit ihm durch eine kraterförmige Öffnung verbunden; es weist eine eigentümliche, einer Gastrula ähnliche Schichtung auf, die ich auf „Selbstordnung der Furchungskugeln" (Roux) in erster Linie zurückführe; es wird dadurch die ev. spätere postgenerative Vereinigung des Extraovats mit dem Ei vorbereitet. Das Ei war zur Gastrula entwickelt, der Schnitt geht aber durch den nicht gastrulierten (ventralen) Teil. Konserviert nach 22½ Std. *dsch* Deckschicht, *uz* unbestimmte Zellen, *az* absterbende isolierte Zellen zwischen den feinen Lamellen der schleimigen Hülle (*h*), die den Zwischenraum zwischen Ei und Extraovat ausfüllt und von der Dotterhaut (*d*) des Eies, resp. derjenigen (*d'*) des Extraovats herstammt.

Fig. 5. Siredon pisciformis. Gastrula mit kleinem Urmund am dunkeln Pol, d. h. gegenüber dem Urmund, operiert. Es blieb als Folge der Operation ein Defekt im Ektoderm, der durch Entodermzellen (*ent'*) verstopft wird. Das zweischichtige Ektoderm wird in der Nähe der Wunde einschichtig; die Ektodermzellen breiten sich platt aus, um die Wundfläche zu bedecken; eine Umwandlung von Entoderm in Ektoderm findet nicht statt. Das Mesoderm ist nach der Wunde zu nicht differenziert. *ectg* Ektodermgrenze. 76 Stdn. nach der Operation konserviert. Vergr. ca. 45 fach.

Fig. 6. Rana fusca. Das in Fig. 2 beschriebene Stadium am schwarzen Pol operiert. Extraovat entwickelt. Bei × ist auf den vorhergehenden Schnitten die Ektodermschicht noch nicht geschlossen, sondern es besteht hier noch eine Kommunikation zwischen Ei und Extraovat. Im Innern des letztern liegen noch einige isolierte Ektoderm- (*ect'*) und Dotterzellen (*dz'*). Das Extraovat wird bei der weiteren Entwickelung des Eies abgeschnürt werden. Konserviert nach 21½ Stunden. Vergrösserung: 55 (Zeiss, Obj. A, Ok. II, Tubuslänge 155 mm).

Fig. 7. Rana fusca. Beginnende Gastrulation. Über der dorsalen Urmundlippe quer durchstochen, nach 7¼ Std. konserviert. Das Extraovat wird von der Eiwand aus postgeneriert. Die äussere Lage des Ektoderms (Deckschicht) umfasst schon beinahe das ganze Extraovat und bildet bei *ft* eine eigentümliche Falte oder wohl richtiger Einstülpung in das Innere des Extraovats. Im Stichkanal liegt Schleim (*sch*); die äusserste Schicht des Extraovats besteht bei *dk* aus zerfallenden Dotterzellen (Vgl. Roux, 25a).

Fig. 8. S. p. Grobe Morula am schwarzen Pol und an der Pigmentgrenze angestochen. Nach $73^3/_4$ Stunden war das Ei zum Embryo mit geschlossenem Medullarrohr entwickelt. Beide Extraovate verschoben sich im Laufe der Entwickelung des Eies; das an der Pigmentgrenze entstandene wurde zuletzt an dem schon klein gewordenen Urmund beobachtet (nach $47^3/_4$ Stunden) und verschwand dann; das andere lag bei der Konservierung (nach $73^3/_4$ Std.) seitlich am Bauche des Embryo. Der Schnitt zeigt nur einen Teil des Extraovats, welches an den folgenden Schnitten noch durch eine Ektodermbrücke von $\times$ aus mit $\times^1$ verbunden ist; bei $\times^2$ besteht auf einigen der folgenden Schnitte eine Kommunikation mit dem Mesoderm (vgl. p. 338); *sch* subchordaler Strang.

Fig. 9. S. p. Extraovat durch Ektoderm vollständig vom Embryo abgeschnürt. Es bildet eine grosse Blase am Rücken des Embryo, im Innern mit Flüssigkeit und zerfallenden Dotterzellen (*dz*) erfüllt.

Fig. 10. S. p. Eine Furchungskugel des Vierzellenstadiums angestochen. Extraovat (vgl. pag. 338) und Ei entwickelten sich, wurden aber am 5. Tage todt gefunden. Da der Embryo post mortem konserviert wurde, sind die Zellschichten etwas gelockert. Man sieht aber deutlich, dass das Extraovat nach aussen vom Ektoderm, nach innen, dem Ei zugewandt, vom Mesoderm begrenzt ist. Die Dotterzellen (*dz*) im Extraovat weisen auf den ursprünglichen Zusammenhang mit dem Innern des Eies hin, der dann durch Postgeneration des Mesoderms (Coelomsäcke) aufgehoben wurde.

Fig. 11 a—c. R. f., Gastrula, Urmund gross, dorsale Lippe parallel ihrer ersten Anlage quer durchstossen. Ein Lappen ist mit der Eiwand in Verbindung geblieben, aber als „Intraovat" in das Ei verlagert. An der Operationsstelle war das Ei noch nicht gastruliert; trotzdem haben die Schichten der Eiwand im Intraovat ihre Differenzierung in eine dunkle äussere und helle innere bewahrt. Ein kleines Extraovat (*extr*) ist abgestorben; der Blindsack des Intraovats ist bei 11 a—b schon nach innen abgeschnürt und hat nur in der mittleren Längsachse noch den Zusammenhang mit dem Ei festgehalten (11c—i) konserviert nach 2 Stunden.

Fig. 12 a—c. R. f., Gastrula über dem Urmund parallel der dorsalen Lippe quer durchstochen. Ein Komplex von Ektodermzellen ist in das Ei hineingerissen und hat sich als „Intraovat" zu einer kleinen Morula entwickelt. Konserviert nach $7^1/_2$ Stunden. Ein kleines Extraovat ist noch lebendig und im Zusammenhang mit dem Ei (*extr* 1), ein anderes gegenüber liegendes abgeschnürt und tot (12 c, *extr* 2).

Fig. 13. Sir. p. Morula am schwarzen Pol angestochen. Nach 50 Std. konserviert. Das Extraovat ist vom schwarzen Pol zum Urmund abwärts verschoben. *um* Urmund.

Fig. 14 und 15. S. p. Blastulae am schwarzen Pol operiert. Extraovate ventral. *K* Kopf, *schw* Schwanz.

Fig. 16. S. p. Feinkörnige Morula am schwarzen Pol angestochen. Extraovat als Geschwulst am Bauche des Embryo. *Ki* Kiemen.

Fig. 17 a—b. S. p., Blastula am schwarzen Pol angestochen. Gestielte Geschwulst an der ventralen Seite des Kopfes. 17 a. Ansicht vom Rücken, 17 b. vom Bauche her.

Fig. 18. S. p. Morula, Pigmentgrenze angestochen. Extraovat als Geschwulst am Rücken (Schwanzende).

Fig. 19. S. p. Blastula am schwarzen Pol operiert. Extraovat am Bauch. Dasselbe wurde im Ei nach neun Tagen vom Embryo abgeschüttelt und blieb als runzelige Blase neben ihm in der Eihülle liegen.

Fig. 20. S. p. Gastrula etwas unterhalb des Äquators operiert (keilförmige Excision). Durch den Defekt entsteht eine Spina bifida. 20 a. Operationsstelle der Gastrula, 20 b. Embryo mit Spina bifida; *um* Urmund.

Fig. 21. S. p. Eine Furchungskugel des Vierzellenstadiums zerstört. Spina bifida. *schw* Schwanzknospe.

Fig. 22. S. p. Blastula am schwarzen Pol operiert. Statt des Kopfes trägt der Embryo eine Geschwulst (Acephalus, Foerster, p. 58).

Fig. 23. S. p. Gastrula über dem Urmund in der „Rückenrinne“ (*r*) (O. Hertwig) operiert. 23 a. Operationsstelle der Gastrula, 23 b. Embryo-Mylacephalus, I. G. St. Hilaire (Foerster, p. 58); *um* Urmund.



DIE

FURCHUNG DES HÜHNEREIES

VON

H. KIONKA,
PRAKT. ARZT.

(Aus der entwickelungsgeschichtlichen Abteilung des Kgl. anatomischen Instituts in Breslau.)

Mit 9 Figuren auf Tafel XIX/XX.

Vorwort.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit erhielt ich durch Herrn Professor Dr. Born, dem eine Nachprüfung der von Duval aufgestellten Lehre über die Furchungsvorgänge beim Hühnerei notwendig erschien.

Herrn Geheimrat Professor Dr. Hasse, der mir zu diesem Zwecke die Räume und das Material des kgl. anatomischen Instituts gütigst zur Verfügung stellte, spreche ich hierfür meinen ergebensten Dank aus.

Ebenso fühle ich mich Herrn Professor Dr. Born für die Anregung zu dieser Arbeit und die Bereitwilligkeit, mit welcher er mich bei der Anfertigung derselben durch Rat und That unterstützte, zu dem grössten Danke verpflichtet.

Während das Verhalten und die Entwicklung des gelegten Hühnereies schon seit langer Zeit den Stoff zu Untersuchungen abgegeben hat, wurden die jüngeren Stadien der Furchung des Hühnereies, welche sich noch vor dem Legen abspielen, zum ersten Male im Jahre 1848 von Coste untersucht. Derselbe sah zuerst die Furchung der Hühnerkeimscheibe, welche er an Oberflächenbildern studierte und auch durch Abbildungen in seinem grossen Werke: „Histoire générale et particulière du Développement des Corps organisés“, (Pl. I. et II) illustrierte. Coste hat noch keine Durchschnitte von ungelegten Hühnerkeimscheiben angefertigt. Dies that zuerst Oellacher (1), welcher einige jüngere Furchungsstadien des Hühnereies in Durchschnitten durch die Keimscheibe beschreibt. Nach ihm beschäftigte sich Goette (2) mit demselben Stoffe.

Im Jahre 1875 hat Kölliker (3) die Furchung des ungelegten Hühnereies genau studiert und in der 1879 erschienenen zweiten Auflage seiner „Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere“ eine ausführliche Darstellung der damals über diesen Gegenstand allgemein giltigen Ansichten gegeben. Hiernach spielt sich der Vorgang der Furchung in kurzen Umrissen folgendermassen ab:

Die Furchung beginnt, während sich das Ei im unteren Teile des Eileiters befindet. Der sich furchende Teil des Dotters,

der „Bildungsdotter", ist nicht scharf gegen den darunter liegenden „weissen Dotter" abgegrenzt; wenigstens lässt sich mikroskopisch keine deutliche Grenze zwischen beiden erkennen. Der weisse Dotter zieht sich nach unten in Form eines spitzen Zapfens in die Masse des gelben Dotters hinein, so dass er gerade unter der Mitte des Bildungsdotters, der späteren Keimscheibe, am tiefsten reicht; bei der Betrachtung der Oberfläche schimmert dieser Zapfen als centrale Trübung — der sog. Pander'sche Kern — durch. Die Furchung des Bildungsdotters schreitet asymmetrisch fort, so dass die eine Seite der Keimscheibe stets weiter durchgefurcht ist und kleinere Furchungskugeln und Segmente aufweist, als die andere. Welchem Teile des späteren Embryos diese sich schneller furchende Seite der Keimscheibe entspricht, konnte Kölliker noch nicht entscheiden. Jedoch vermutet er schon, dass dieselbe später zum hinteren Teile der Keimhaut werde, in welcher dann während der Bebrütung auch die ersten Spuren des Embryos auftreten.

Die Furchung beginnt in den obersten Schichten des Bildungsdotters, in dem sich durch das Auftreten einiger Spalten ein paar excentrisch gelagerte Furchungskugeln von dem übrigen Bildungsdotter abgrenzen. Diese Furchungskugeln sind von einander, sowie von den angrenzenden Stücken des übrigen Bildungsdotters durch senkrechte Spalten gut getrennt und ebenso erscheinen sie in der Tiefe von dem noch nicht gefurchten Teile durch horizontal verlaufende Spalten abgegrenzt. Jedoch nimmt Kölliker an, dass diese Begrenzung nach unten keine vollständige sei, „vielmehr hingen überall die Kugeln in einer grösseren oder geringeren Ausdehnung mit dem Bildungsdotterreste zusammen." Die weitere Furchung und Zerklüftung des Bildungsdotters schreitet nun in völlig gesetzlicher Weise, aber stets excentrisch weiter fort. Während dessen hat sich die schon oben erwähnte Spalte unterhalb der Furchungszellen zu einer niedrigen Höhle

erweitert und auch seitlich an Ausdehnung gewonnen. Jedoch liegen auch jetzt noch in ihr einige grössere Furchungskugeln, die zum Teil dem Dotter am Boden aufsitzen und von demselben nicht völlig getrennt sind. Dies sind die „Dotterzellen", welche nach Goette später mit zur Blutbildung verwendet werden. Da die Furchung sich in der Mitte am meisten in die Tiefe erstreckt, so entsteht schliesslich eine in der Mitte mehrschichtige, am Rande nur einschichtige bikonvexe Scheibe von Furchungskugeln. Dieses Verhältnis ändert sich bald; denn während das Ei den Uterus passiert, wächst die Keimscheibe bedeutend in die Breite. Die oberflächliche Zellschicht differenziert sich allmählich zum Ektoderm und dehnt sich selbständig über den Dotter aus, während die unteren Zellschichten sich in der Fläche verschieben, in Form und Anordnung unregelmässiger werden und besonders nach der Peripherie zu sich anhäufen. Auf diese Weise wird die Mitte der Keimscheibe zu der dünnsten Stelle und die Randpartien zu den dicksten, dem „Randwulst" nach Goette. Dieser Randwulst oder „Keimwulst", wie ihn Kölliker nennt, ist gegen den darunter liegenden weissen Dotter scharf abgegrenzt und besitzt in dem mittleren Teile seine grösste Dicke, während er nach der Peripherie zu zusammen mit dem darüber liegenden Ektoderm als dünne Schicht allmählich ausläuft.

Unter der sich auf diese Weise ausbreitenden Keimscheibe ist jetzt eine geräumige Höhle entstanden, die in der Mitte entsprechend der hier dünnsten Stelle der Keimscheibe am höchsten ist. Ob diese Höhle, die eigentliche „Furchungshöhle" der alten Autoren, identisch ist mit der oben geschilderten, schon früher auftretenden kleineren Höhle unter den Furchungskugeln, oder wenigstens aus ihr hervorgeht, lässt sich aus der Beschreibung Köllikers nicht recht ersehen.

Bei seiner Darstellung der Furchungsvorgänge beim Hühnerei ist von Kölliker eine Arbeit von Rauber (4), welche im Jahre 1876 erschienen ist und sich u. a. auch mit diesem

Thema beschäftigt, nicht berücksichtigt worden. Auch in der von Kölliker in der Einleitung zu seiner „Entwicklungsgeschichte“ gegebenen Litteraturübersicht ist diese Arbeit nicht mit aufgeführt. Rauber beschreibt in derselben u. a. von ihm untersuchte, ungelegte Enteneier, sowie frisch gelegte, noch in einem früheren Furchungsstadium befindliche Kanarieneier und giebt von beiden Arten eine Anzahl sehr anschaulicher Durchschnittsbilder. Die Darstellung Raubers stimmt, abgesehen von seinen Theorien, in den Thatsachen im wesentlichen mit der oben gegebenen überein.

Diese Anschauung blieb auch bis vor wenigen Jahren allgemein als richtig anerkannt. — Im Jahre 1884 aber erschien eine Arbeit von Duval (5), welche ganz neue Lehren über den Vorgang der Furchung und die Gastrulation beim Vogelei aufstellte, Ansichten, welche derselbe Autor auch in seinem im Jahre 1889 erschienenen „Atlas d'Embryologie“ (6) wiederum vertrat und ausführte.

Duval ging bei seiner Arbeit von folgender Absicht aus. Durch die früheren Untersuchungen, besonders von Kölliker (3), war festgestellt worden, dass die Segmentation der Hühnerkeimscheibe asymmetrisch ist, und dass die eine Seite der Keimscheibe der anderen in der Entwicklung stets vorausgeht. Jedoch wusste man bisher noch nicht, zu welchem Teile des Embryos sich später der sich schneller furchende Teil der Keimscheibe entwickle, ob zum vorderen oder zum hinteren, oder ob er vielleicht einer lateralen Partie entspräche. Die von den früheren Autoren untersuchten Durchschnitte waren in irgend einer unbestimmten Richtung durch die Keimscheibe gelegt und konnten ebenso gut Longitudinal- wie Transversalschnitte oder auch Schrägschnitte sein. Duval stellte sich daher die Aufgabe, die ungelegten Keimscheiben in einer vorher bestimmten Richtung in Serien von Schnitten zu zerlegen, und hoffte, durch das Studium dieser sicher orientierten Schnittserien neue Aufschlüsse über den Furch-

ungsvorgang zu erhalten. Um nun die gehärteten und aus dem Dotter geschnittenen Keimscheiben auch wirklich in der gewünschten Richtung schneiden zu können, bildete sich Duval eine besondere Methode aus, auf welche wir weiter unten zurückkommen werden.

Betrachten wir zunächst einmal das Eiermaterial, an welchem Duval seine Untersuchungen anstellte. Da Duval zu seiner unten genauer beschriebenen Methode, mittelst deren er die Richtung des Embryos in der Keimscheibe bestimmte, unbedingt Eier bedurfte, an denen man die Seite des stumpfen und des spitzen Pols zu unterscheiden im Stande war, so konnte er ungelegte Eier aus dem oberen Abschnitte des Eileiters, welche zwar von Eiweiss umgeben waren, aber noch keine Schale besassen, zu seinen Untersuchungen nicht gebrauchen. Aber gerade diese Eier zeigten ihm die Keimscheibe im Beginn der Furchung, ein Stadium, welches er unbedingt mit untersuchen musste. Um nun auch diese jungen Entwicklungsformen in einer für ihn brauchbaren Gestalt zu erhalten, wandte sich Duval, angeregt durch eine Arbeit von Oellacher (7) zur Untersuchung unbefruchteter Eier. Diese Arbeit von Oellacher führte aus, dass sich auch nicht befruchtete Eier im allgemeinen bis zu einem gewissen Stadium entwickeln, und dass ein unbefruchtetes, frisch gelegtes Ei eine ungefähr gleich weit entwickelte Keimscheibe aufweist, wie ein befruchtetes Ei während seines Aufenthaltes im Eileiter. Duval untersuchte nun zunächst unbefruchtete, also parthenogenetisch entwickelte Eier einer Henne, welche vom Hahn abgesondert im Institut gehalten wurde und trotzdem regelmässig ihre Eier ablegte. Ausserdem zog Duval auch noch unbefruchtete Eier anderer Vögel in den Kreis seiner Untersuchungen. Oellacher hatte (l. c.) darauf hingewiesen, dass die verschieden schnelle Entwicklung der einzelnen Eier während ihres Durchtretens durch die inneren Genitalien der Henne vielleicht mit abhängig wäre von der verschiedenen „Individualität“ der Eier. Ebenso, meint

nun Duval, könnte doch auch die „Individualität“ der Art der Eltern einen Einfluss auf die Schnelligkeit der Entwicklung des Eies ausüben. So kam er darauf nachzusehen, ob man nicht bei gelegten Eiern anderer Vögel als Hühner die Keimscheibe in den gesuchten Entwicklungsstufen finden würde. Er wandte sich, was übrigens schon vor ihm Rauber (4) gethan hatte, an kleine Vogelarten, deren kürzere Ovidukte und Uteri auch ein weniger langes Verweilen des durchtretenden Eies bedingten. Duval verschaffte sich daher durch einen Vogelhändler gelegte, unbefruchtete Eier von kleinen Singvögeln: Sperling, Nachtigall, Zeisig, Grasmücke, kleinen Papageien: Wellensittich, Wasserhuhn (colin?), Fasanen, Gänsen u. a. und studierte auch an diesen das Verhalten der Keimscheiben.

Das Material, auf Grund dessen Duval seine Theorie über die Vorgänge bei der Furchung und der Entwicklung der Keimblätter aufstellte, bestand also zumeist aus gelegten, unbefruchteten Eiern verschiedener Vogelarten.

Wie schon oben erwähnt, kam es Duval wesentlich darauf an, auf irgend eine Weise die Längsaxe des zukünftigen Embryos an der gehärteten Keimscheibe zu erkennen. Er ging dabei von der schon früher bekannten Thatsache aus, dass im Beginne der Bebrütung, d. h. nach dem Auftreten des Primitivstreifens, der sich entwickelnde Embryo immer eine ganz bestimmte Richtung im Ei einnimmt. Die schon von Balfour und Kölliker aufgestellte, von Duval aber durch eine grössere Statistik als richtig erwiesene Regel ist folgende: Legt man ein Ei so vor sich hin, dass der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Eipole verbindende Linie die Keimscheibe in eine dem Beschauer zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des Embryos wird, und in eine abgewandte vordere Hälfte, welche sich zum Kopfende des Embryos entwickelt.

Es kam also darauf an, sofort nach Eröffnung der Schale

auf dem Dotter die Seite des spitzen und die des stumpfen Pols zu bezeichnen, um so auch nach Entfernung der Schale die Längsaxe des zukünftigen Embryos an der Keimscheibe erkennen zu können.

Duval that dies auf folgende Weise: Einen etwa 5 mm breiten Papierstreifen bog er zu einem kleinen Rahmen von der Form eines spitzwinklig-gleichschenkligen Dreiecks zusammen und setzte ihn nach vorsichtiger Eröffnung der Schale, nachdem er die dem Dotter aufliegende Eiweissschicht mit einer Pipette weggesogen hatte, so auf den Dotter auf, dass ein dreieckiges Kästchen entstand, dessen Boden durch die Oberfläche des Dotters mit der Keimscheibe gebildet wurde. Der Papierrahmen wurde so aufgestellt, dass die vordere Hälfte der Keimscheibe nach der Basis, die hintere nach der Spitze des Dreiecks gerichtet war. Dieses Kästchen füllte er mit verdünnter Osmiumsäure (1 : 300) und liess dieselbe solange auf die Dotteroberfläche wirken, bis der ganze Boden des Kästchens geschwärzt war. Alsdann brachte Duval das ganze Ei in $^1/_3\,^0/_0$ige Chromsäurelösung, befreite den Dotter von Schale und Eiweiss und liess ihn mehrere Tage im ganzen darin härten. Die so behandelten Dotter zeigten dann deutlich eine geschwärzte Stelle von der Form eines gleichschenkligen Dreiecks, in deren Mitte die Keimscheibe in der oben angegebenen Weise orientiert lag. Dieses Dreieck wurde dann herausgeschnitten und zur weiteren Behandlung aufbewahrt.

Die Markierung und Härtung nahm Duval auch noch auf eine andere als die eben angegebene Art vor. Er füllte den Papierrahmen, den er auf die Dotteroberfläche aufgesetzt hatte, ohne vorher das Eiweiss zu entfernen, mit Alkohol absolutus, so dass das von dem Rähmchen eingeschlossene Eiweiss gerann und der Dotteroberfläche fest anhaftete. Alsdann befreite er den übrigen Dotter vorsichtig von dem ihn umgebenden noch flüssigen Eiweiss und erhärtete ihn vollständig längere Zeit in

absolutem Alkohol. Auch hier war die Längsaxe der Keimscheibe durch das fest ansitzende Dreieck geronnenen Eiweisses deutlich markiert.

Zum Schluss, als Duval mit seiner Arbeit schon fast am Ende war, kombinierte er mit der Wirkung der Chromsäure noch die der höheren Temperatur und legte die von Schale und Eiweiss befreiten Dotter, nachdem er ebenfalls das Dreieck durch Osmiumsäure geschwärzt hatte, in kochende Chromsäure.

Die herausgeschnittenen dreieckigen Stücke, welche also aus geronnenem Dotter und der Keimscheibe bestanden, wurden nun auf dem Mikrotom in Schnitte, teils parallel der Höhe, teils parallel der Basis des Dreiecks zerlegt, je nachdem Longitudinal- oder Transversalschnitte durch die Keimscheibe angelegt werden sollten. Als Einbettungsmittel wählte Duval Collodium und färbte die Präparate mit Pikrokarmin auf dem Objektträger, hebt aber hervor, dass nur die mit Alkohol gehärteten Präparate eine gute Kernfärbung annahmen.

Auf Grund seines so gewonnenen Materials stellte nun Duval eine neue Lehre von der Furchung des Vogeleies auf, welche in einigen Punkten ziemlich erheblich von der früheren Anschauung abweicht, die ich oben nach der Darstellung Köllikers (3) wiedergegeben habe. Und zwar sind es im wesentlichen zwei Vorgänge, welche Duval neu beobachtet hat. Erstens ist dies das Auftreten der „Cavité de Segmentation“, wie sie Duval nennt, und zweitens der am hinteren Ende der Keimscheibe beginnende Umschlag des Ektoderms in die unterste Schicht des Entoderms, der zur völligen Abhebung der Keimscheibe von dem Dotter durch die so entstehende „Cavité sous-germinale“ führt.

Als „Cavité de segmentation“ beschreibt Duval eine spaltförmige Höhle, welche bald beim Beginne der Furchung unter der zuerst entstandenen obersten Zellreihe auftritt und auch nach der Durchfurchung der darunter liegenden Schichten diese

noch eine Zeit lang deutlich von der obersten Zelllage trennt. Dieser spaltförmige Raum liegt stets excentrisch, und zwar mit seiner Mitte etwas hinter der Mitte der Keimscheibe. Seine obere Decke bildet also die oberste Zellschicht, während der Boden der Höhle zuerst von dem noch ungefurchten Bildungsdotter, später aber von mehreren Zelllagen, dem primären Entoderm, gebildet wird. Duval sieht diese Höhle als vollständiges Analogon der Furchungshöhle bei den Eiern der Amphibien an. Diese Höhle hat jedoch nur kurzen Bestand und verschwindet bald wieder.

Duval glaubt auch, dass diese Spalte schon früher von Kölliker gesehen, aber nicht beschrieben worden ist. Duval verweist hierbei auf Fig. 19 in Köllikers „Embryologie," in welcher in der Mitte unter den Furchungskugeln eine Spalte zu sehen sei, welche sich aber auch nach der Peripherie zu als deutliche Linie fortsetze. Indessen ist zwar auf der Zeichnung der schon durchgefurchte Teil des Bildungsdotters durch andere Schraffierung wiedergegeben als der noch ungefurchte, und erscheint infolgedessen durch eine Grenzlinie von letzterem abgesetzt, aber von einer diese beiden Schichten trennenden Spalte kann keine Rede sein. Kölliker weist auch eine derartige Vermutung selbst im zugehörigen Texte zurück, indem er hervorhebt, dass überall die Kugeln in grösserer oder geringerer Ausdehnung mit dem darunter liegenden noch ungefurchten Bildungsdotter zusammen hingen.

Die Furchung beginnt, wie dies schon Kölliker hervorgehoben hat, excentrisch; und zwar, wie Duval durch Longitudinalschnitte feststellte im hintern Teil des Bildungsdotters. Zuerst furcht sich die Oberfläche der Keimscheibe; darauf schreitet die Furchung allmählich in der Weise in die Tiefe fort, dass sich zuerst grössere Furchungskugeln durch ein paar Furchen abgrenzen, die sich dann wieder durch weitere Teilung in kleinere Segmente zerlegen, bis schliesslich der ganze Bildungsdotter nur noch aus kleinen Furchungskugeln zusammen-

gesetzt ist. Eine Grenze zwischen Bildungsdotter und dem darunterliegenden weissen Dotter ist nicht zu erkennen, sondern der Übergang von dem einen zum anderen findet ganz allmählich statt, ebenso wie zwischen weissem und gelbem Dotter.

In dem noch ungefurchten Dotter, später auch im weissen Dotter beobachtete Duval überall Kerne und Vakuolen, welche bald einzeln, bald gruppenweise zu mehreren zusammenlagen und besonders an der Peripherie der Keimscheibe zahlreich auftraten.

Während die von Duval beobachtete Furchungshöhle allmählich wieder, wie die Furchungshöhle bei den Amphibien, verschwindet, entsteht unter der jetzt schon völlig durchgefurchten Masse des Bildungsdotters eine neue Höhle, die „Cavité sous-germinale," wie sie Duval bezeichnet. Diese Höhle wird also oben von der Keimscheibe und unten von dem weissen Dotter begrenzt, in welchem freie Kerne zu sehen sind. Doch wenn auch die zwischen der obersten Zelllage und den darunter gelegenen übrigen Schichten befindliche Höhle wieder verschwunden ist, so ist doch auch jetzt noch ein deutlicher Unterschied zwischen der Decke und dem Boden der früheren Höhle zu bemerken. Denn in diesem Stadium hat sich schon eine Verschiedenheit zwischen den Zellen der oberflächlichen Schicht und denen der tieferen Schichten ausgebildet. Erstere sind kubisch bis cylinderisch geworden und liegen mit ihren Langseiten aneinander, bilden also schon ein ausgesprochenes Epithel, während die Zellen der tieferen Lagen rundlich und unregelmässig geformt sind und locker neben einander liegen.

Die neu auftretende subgerminale Spalte bildet sich zuerst am hinteren Rande der abgefurchten Keimscheibe und dringt von da aus nach Duval (6, Fig. 8 u. 9) in die Tiefe, immer den abgefurchten Keim von dem weissen Dotter trennend. Von seiner Ausgangsstelle am hinteren Rande der Keimscheibe setzt sich derselbe Prozess rings um die Keimscheibe herum bis zum Vorderende fort, so dass schliesslich die ganze durch-

gefurchte Keimscheibe durch eine Spalte von der Oberfläche des weissen Dotters getrennt erscheint. An dem zuerst abgelösten hinteren Ende der Keimscheibe hat nun nach Duval inzwischen eine Veränderung und Verlagerung der Zellen derart stattgefunden, dass sich die oben geschilderte oberste Zellschicht, das Ektoderm, nach unten umzubiegen und in die die Decke der Höhle bildenden Zellen des primitiven Entoderms kontinuierlich überzugehen scheint. Eine ähnliche Umformung der Zellen findet nach Duval rings um den Rand der Keimscheibe herum statt bis zum vorderen Ende.

Duval glaubt sich berechtigt annehmen zu dürfen, dass diese subgerminiale Höhle, deren Bildung am hinteren Rande der Keimscheibe beginnt und von da allmählich um die ganze Keimscheibe herum fortschreitet der Gastrulahöhle des Amphibieneies entspricht. Die Umbiegung des Ektoderms am hinteren Rande in die Deckzellen der Höhle entspräche somit der vorderen Blastoporuslippe des Amphibieneies; die sich anschliessenden, gleichartigen Umschläge um den Rand der Keimscheibe herum den übrigen Teilen des Urmundrandes. Der Boden der Urdarmhöhle, gleich subgerminialen Höhle, würde hier von der oberflächlichen, gekernten Dottermasse gebildet. — Die Einstülpungsstelle hat Duval auch an Oberflächenbildern beobachtet, wo sie die Form einer Sichel oder eines Halbmondes besitzt, und er bezeichnet sie daher — entsprechend dem „Rusconi'schen After“ bei den Amphibieneiern — als „croissant rusconien.“

In dieser Einstülpungsöffnung bemerkte Duval öfters grosse isolierte Zellen, die zum Teil einen Kern besassen und stark granuliert erschienen (s. Duval 6, Fig. 10 u. 11.) Diese Zellen, nimmt er an, stammten aus dem unter der Höhle gelegenen weissen Dotter, wären also frei gewordene Dotterkerne — die Duval, wie oben bemerkt, überall zahlreich beobachtet hat —, die sich mit einer entsprechenden Plasmamenge als Zell-

leib umgeben hätten. Diesen Vorgang bezeichnet Duval als „Segmentation secondaire“ und setzt diese isolierten Zellen, die er als „globules de Ecker“ bezeichnet, in Parallele zu dem Dotterpfropf des Amphibieneies.

Die weitere Entwickelung der Keimscheibe (Auftreten der Randverdickung) bis zum Stadium des frisch gelegten Eies, spielt sich nach Duval ziemlich in derselben Weise ab, wie wir es schon oben nach Kölliker kennen gelernt haben. Duval hebt nur hervor, dass die frisch gelegten Eier durchaus nicht alle auf der gleichen Entwickelungshöhe ständen, sondern dass man die frisch gelegte Keimscheibe in sehr verschiedenen Stadien finden könne. Hieraus erklärt auch Duval die oft so erheblich von einander abweichenden Bilder, welche die verschiedenen Autoren von frisch gelegten Keimscheiben geben. Duval selbst zeichnet zwei Formen, welche er am häufigsten unter den frisch gelegten Eiern gefunden hat. In beiden ist schon deutlich das Ektoderm gegen die übrige Zellmasse der Keimscheibe, das „Entoderme primitif,“ wie es Duval nennt, abgesetzt, letzteres ist in der Mitte am dünnsten und verbreitert sich am vorderen und hinteren Ende zu dem mehr oder weniger dicken Randwulste. Bei der jüngeren Form ist der Umschlag des Ektoderms nach unten, wenigstens am hinteren Rande der Keimscheibe deutlich zu sehen. Am vorderen Rande hat sich diese Verbindung schon gelöst. Von hier aus schreitet die Ablösung des Ektoderms vom Entoderm an dem früheren Umschlagsrande während der ersten Stunden der Bebrütung allmählich nach hinten fort, indem das Ektoderm sich rascher als das primitive Entoderm über den Dotter hin auszubreiten beginnt. Am längsten hält sich der Umschlag am hinteren Rande der Keimscheibe und an dieser Stelle schliesst sich nach Duval an den Umschlagsrand sogleich die Bildung des Primitivstreifens an. Derselbe soll dadurch entstehen, dass sich die beiden Hälften des Umschlagsrandes bei der weiteren Ausbildung

der Keimscheibe zusammenlegen und zu einem medianen Längsstreifen, eben dem Primitivstreifen, verwachsen.

Nach der Terminologie Hertwigs (9) wäre also, wenn wir der Duval'schen Anschauung folgen, zuerst der ganze Rand der Keimscheibe, Umschlags- oder Urmundsrand. Bis auf den hintersten Bezirk wandle sich derselbe aber in den letzten Stunden des Uterinlebens und in den ersten Stunden der Bebrütung in einen Umwachsungsrand um. Der hinterste Bezirk selbst erhalte sich noch länger als Urmundrand, werde aber zu einem medianen Längsstreifen, dem Primitivstreifen, zusammen gelegt. Der Primitivstreifen sei also im Anfang an der Keimscheibe randständig, erst später würde auch der hinterste Bezirk des Keimscheibenrandes zum blossen Umwachsungsrande umgewandelt, und dadurch würde der Primitivstreifen, der letzte Rest des Urmundes, flächenständig.

Dies wäre im wesentlichen die Anschauung, welche sich Duval über den Vorgang der Furchung beim Vogelei gebildet hat. Dieselbe hat vielfach Anklang gefunden und ist auch von Hertwig (9) in den neueren Auflagen seines Lehrbuches angenommen worden.

Herr Professor Born machte mich darauf aufmerksam, dass eine Nachuntersuchung der Duvalschen Angaben, die von weittragender theoretischer Bedeutung seien, sehr wünschenswert erschiene, zumal er selbst bei gelegentlicher Untersuchung von Keimscheiben ungelegter Hühnereier auf Bilder gestossen war, die sich mit den Duval'schen Angaben durchaus nicht vereinigen liessen.

Bei näherer Betrachtung ergaben sich auch eine ganze Reihe aprioristischer Bedenken gegen die Duval'sche Arbeit und ihre Resultate.

Erstens erschien das Material nicht einwurfsfrei. Es scheint methodisch nicht richtig, parthenogenetisch sich entwickelnde Eier

ohne weiteres als Paradigmata für den regulären Furchungsgang zu nehmen. Die Oellacher'sche Angabe (8), dass dieselben sich wie befruchtete furchen, ist doch nur für das ganz allgemeine Bild als richtig anzunehmen; es stehen ihr direkte Äusserungen Köllikers (4 pag. 83) entgegen. Auch die Vermengung der verschiedensten Vogelarten, aus denen die Duval'sche Entwickelungsreihe konstruiert ist, muss beanstandet werden.

Zweitens: Schwerer wiegt folgende Überlegung. Die Reptilien sind als eine ursprünglichere Form wie die Vögel zu betrachten. Über die nahe Verwandtschaft der „Sauropsiden" unter einander herrscht gar kein Zweifel. Man sollte also erwarten, bei den Reptilien primitivere Verhältnisse bei der Gastrulation zu finden als bei den Vögeln. Das ist nun auch, wie die neueren Untersuchungen von Kupfer, Strahl, Will (10), Mehnert und Wenkebach gelehrt haben, in der That der Fall, aber in einer total anderen Weise, als man das nach der Duval-schen Darstellung voraussetzen sollte. Niemals erscheint bei den untersuchten Reptilien (Saurier und Schildkröten) irgend ein Teil des Keimscheibenrandes als Urmundrand, oder, was dasselbe sagen will, niemals bricht die subgerminale Höhle unter dem Randwulst der Keimscheibe nach aussen durch. Die subgerminale Höhle bildet sich bei den Reptilien genau in derselben Weise wie dies von den Vorgängern Duvals für die Vögel beschrieben worden ist. Bei den Reptilien entwickelt sich weiter eine offene Gastrulaeinstülpung und eine ausgedehnte Gastrulahöhle. Über die Homologien dieser Bildungen mit den gleichnamigen bei den Amphibien kann nicht der mindeste Zweifel entstehen. Die Urmundöffnung der Reptilien ist aber immer flächenständig auf der Keimscheibe, nie randständig. Ihre weiteren Schicksale lassen es als ganz sicher erscheinen, dass sie der Primitivrinne der Vögel homolog ist. Übrigens steht auch die Angabe Duvals, dass der Primitivstreifen bei

den Vögeln am Anfange randständig sei, auf recht schwachen Füssen. Weiter ist die subgerminale Höhle der Reptilien mit der Gastrulahöhle durchaus nicht identisch, wie es nach Duval bei den Vögeln der Fall wäre, sondern tritt lange vor derselben auf; erst sekundär bricht die Gastrulahöhle in die subgerminale Höhle durch. Der offenen Gastrulahöhle der Reptilien entspricht nach allen Anzeichen der Kopffortsatz des Primitivstreifens bei Vögeln und Säugern (Chordahöhle, Bildung der Chorda, Beziehungen zum gastralen Mesoderm, neurenterischer Kanal). Man sieht, dass hier eine ganze Reihe unauflöslicher Gegensätze vorliegen. Man käme zu dem wenig Vertrauen erweckenden Ergebnis, dass der Gastrulationsvorgang innerhalb der Sauropsiden, bei den Vögeln und Reptilien ein total verschiedener sei.

Drittens: So wertvoll der methodische Fortschritt ist, den Duval dadurch eingeführt hat, dass er eine ingeniöse Methode erfand, um richtig orientierte Schnitte durch die Furchungsstadien der Vogelkeimscheibe zu legen, so erscheinen doch die Bilder, die er von seinen Präparaten giebt, durchaus nicht einwandsfrei. An allen Bildern, auch bei denen von Schnitten durch gelegte und bebrütete Hühnerkeimscheiben, erscheint die Zellmasse des Keimes durch eine ziemlich breite, durchgehende Spalte vom Dotter abgehoben. Ausgenommen sind hiervon nur die allerersten Furchungsstadien. Auf diese Erscheinung ist aber die ganze Anschauung Duvals aufgebaut. Es ist ja der wesentlichste Punkt derselben, dass die subgerminale Höhle an den Rändern der Keimscheibe unter dem Randwulst hindurch nach aussen kommuniziert. Nun liegen aber, wenigstens für das gelegte Hühnerei, eine ganze Reihe von guten Abbildungen vor, die alle den Randwulst in engster Verbindung mit dem Dotter zeigen. Von einem Durchbruch der subgerminalen Höhle nach aussen ist durchaus keine Rede. Eine unbefangene Betrachtung der Duval'schen Tafeln hinterlässt unbedingt den Eindruck, als wäre durch Reagenzieneinwirkung die gefurchte Keimscheibe

geschrumpft und im ganzen vom Dotter abgehoben. Oder vielleicht auch umgekehrt, der Dotter ist stärker geschrumpft und hat sich ganz oder — in Fig. 8 (6) — teilweise von dem Furchungskomplex abgesetzt. In den jüngsten Stadien war eine solche Trennung wegen des innigen Zusammenhanges der Furchungszellen mit dem noch ungefurchten Teile des Dotters nicht möglich. Übrigens erscheint die Duval'sche Methode für das Auftreten derartiger Vorgänge durchaus nicht ungeeignet. Wir werden später noch darauf zurückkommen. Leider ist in der Figurenerklärung die spezielle Behandlungsweise jedes Präparates nicht angegeben.

Es ist auch einleuchtend, dass bei einer Schrumpfung und Abhebung des gefurchten Keimes en masse vom Dotter an den Rändern der Keimscheibe durch engeren — artefiziellen — Zusammenschluss der Zellen an einander sehr leicht der Anschein eines Umschlagrandes entstehen kann.

Im Duval'schen Atlas (7) sind offenbar einige Figuren der älteren Originalarbeit (6) reproduziert; so sind Fig. 33 des Atlas und Fig. 14 der ersten Arbeit sicherlich identisch. Vergleicht man nun diese beiden Zeichnungen mit einander, so bemerkt man, dass sie in der Lagerung, Grösse und Zahl der Zellen, besonders am vorderen und hinteren Ende übereinstimmen, ebenso auch in den die Decke der Höhle bildenden einzelnen Zellen, so dass sicher beides Zeichnungen ein- und desselben Schnittes sind. Jedoch ist die Übereinstimmung durchaus keine absolute. So sind z. B. die Zellen am vorderen sowie am hinteren Ende im Atlas weit dichter gefügt als in der Arbeit. Noch grössere Verschiedenheiten bemerkt man in dem den Boden der Höhle bildenden Dotter. Zunächst ist derselbe in seiner Gesamtformation im Atlas verändert; er ist welliger wiedergegeben. Ferner entsprechen die eingezeichneten Vakuolen in den beiden Zeichnungen einander weder in der Zahl noch in Lage und Grösse — einige fehlen übrigens im Atlas auch gänzlich. —

Schliesslich sind im Atlas am vorderen bezw. hinteren Ende acht resp. sechs deutliche Dotterkerne eingezeichnet, während in Fig. 14 der Arbeit nur fünf bezw. zwei Dotterkerne zu finden sind.

Ist bei Fig. 33 des Atlas und Fig. 14 der Originalarbeit trotz der aufgeführten kleinen Abweichungen gar kein Zweifel möglich, dass es sich um denselben Schnitt handelt, so hat uns eine Vergleichung der Fig. 31 des Atlas mit Fig. 10 der Arbeit recht lange beschäftigt. Die beiden Figuren sind sich so ähnlich, dass jeder Sachkundige, der sie unbefangen betrachtet, auf die Vermutung kommen muss, es seien die Bilder zweier dicht neben einander liegender Schnitte derselben Serie, oder es handle sich sogar um ein und denselben Schnitt, der in beiden Fällen etwas verschiedenartig wiedergegeben ist. Wir führen hier nur folgende Punkte an: Die Länge der gefurchten Keimscheibe stimmt in beiden Bildern fast vollkommen überein, ebenso die Zahl und Lagerung der Zellen am hinteren und vorderen Ende der Keimscheibe. Ebenso ähneln sich die an der oberen Decke der Höhle gelagerten grossen einzelnen Zellen, besonders auch die beiden grossen isolierten Zellen — in beiden Zeichnungen mit g bezeichnet — am hinteren Umschlag. Ferner finden sich in beiden Zeichnungen zwei Paar Vakuolen, die hinter der Mitte bezw. am vorderen Ende der Keimscheibe im Dotter liegen, sowie der Buckel im Dotter mit einem darunter liegenden Dotterkern in der Mitte der vorderen Hälfte (in Fig. 10 mit „n“ bezeichnet). Es bestehen allerdings einige kleinere Unterschiede in der Lagerung der Zellen zu einander, in der Dicke der Keimscheibe, in der Zahl und Lage der Dotterkerne, jedoch ist die Ähnlichkeit dieser beiden Figuren so gross, dass es wunderbar wäre, wenn zwei solch gleichartige Bilder in zwei Serien von Keimscheiben derselben Art, z. B. in zwei Serien von Longitudinalschnitten zweier frisch gelegter, unbebrüteter Hühnerkeimscheiben vor kommen sollten. Nun entstammt nach der Figurenerklärung

die Fig. 31 im Atlas, in welchem nur Hühnerkeimscheiben abgebildet sein sollen der Keimscheibe eines ungelegten Hühnereies, während Fig. 10 der Arbeit als ein Schnitt durch die Keimscheibe eines unbefruchteten Nachtigalleies bezeichnet wird. Und hiermit stimmen auch die angegebenen Vergrösserungen, bei denen die Schnitte gezeichnet sind, überein. Dieselbe ist bei Fig. 31 des Atlas eine 22fache, bei Fig. 10 der Arbeit eine 45fache. Ein prinzipieller Unterschied besteht allerdings zwischen den beiden Zeichnungen, indem in Fig. 31 des Atlas die „Cavité de segmentation“ Duvals eingezeichnet ist, welche in Fig. 10 der Arbeit fehlt.

Auf Grund derartiger Betrachtungen wurde ich durch Herrn Professor Born angeregt, die von Duval gefundenen Thatsachen einer Nachprüfung zu unterziehen. Aus verschiedenen Gründen hat sich diese Arbeit über mehrere Jahre hingezogen. Nicht die geringste Ursache für diese Verzögerung war die Schwierigkeit der Beschaffung und Verarbeitung des Materials.

Die vorliegende Untersuchung erstreckt sich nur auf die Vorgänge in der Hühnerkeimscheibe vom Beginn der Furchung bis zur Entwickelung der beiden primären Keimblätter, beschränkt sich also auf die Zeit vor dem Legen des Eies. Die spätere Entwickelung der Keimscheibe, die Bildung der Primitivrinne und des Kopffortsatzes sind nicht mehr mit in den Rahmen der Betrachtung gezogen worden.

Da von vorneherein parthenogenetisch entwickelte Eier, als möglicherweise anormal, von der Untersuchung ausgeschlossen wurden, so musste ich darauf bedacht sein, mir befruchtete, ungelegte Eier in genügender Zahl zu beschaffen. Dies gelang mir auf folgende Weise: Ich setzte mich mit einer Anzahl Geflügelhändlerinnen in Verbindung, welche grosse Mengen Hühner selbst ausschlachten und geschlachtet auf den Markt bringen. Da aus gewissen praktischen Gründen das Hauptschlachten

immer an bestimmten Tagen der Woche stattfand, so konnte ich mich an diesen Tagen selbst hinbegeben und persönlich das Ausschneiden der ungelegten Eier aus dem Ovidukt, bezw. Uterus überwachen. Die frisch herausgenommenen Eier wurden sofort in Kästchen mit Watte verpackt in das Laboratorium getragen, in welchem sie sogleich, häufig noch körperwarm, in Behandlung genommen wurden.

Dass die auf diesem Wege erhaltenen, ungelegten Eier auch wirklich befruchtete Eier waren, war als sicher anzunehmen, da in den hiesigen Hühnerhöfen, aus denen die geschlachteten Hennen stammten, überall die Hühner zur Eierproduktion gehalten werden und stets Hähne dabei sind. Allerdings ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sich doch vielleicht das eine oder andere Ei darunter befunden hat, welches unbefruchtet war; ich komme auf diesen Punkt später noch zurück.

Auf diese Weise gelang es mir, allmählich weit über hundert Keimscheiben zu erhalten, welche alle Stadien vom Auftreten der ersten Furchen bis zur beginnenden Entwickelung der beiden primären Keimblätter aufwiesen. Auf irgend welche Schwierigkeiten, wie sie Duval bei seinen Untersuchungen von ungelegten Hühnereiern gefunden hat (s. 6. pag. 25), dass nämlich die Dotterkugel nur mit der Eiweisshülle, aber noch nicht mit der Eischale umgeben war, man also noch nicht den stumpfen und den spitzen Pol des Eies und somit auch nicht Vorn und Hinten an der Keimscheibe unterscheiden konnte, bin ich nie gestossen. Ich war, um die zur Untersuchung notwendigen Furchungsstadien zu erhalten, nicht in die unangenehme Lage versetzt, derartige noch schalenlose Eier zur Untersuchung heranzuziehen. Die von mir untersuchten Eier besassen sämtlich schon eine Schale, welche allerdings häufig noch häutig war oder sich erst im Beginn der Verkalkung befand, aber in jedem Falle eine deutliche Unterscheidung zwischen dem stumpfen und spitzen Pol des Eies zuliess. Übrigens

giebt auch Kölliker (4) an, dass die Furchung erst im unteren Drittel des Eileiters beginne, wo sich das Ei schon mit der Schalenhaut umgeben hat. — Die Entwickelung der Keimscheibe und die Ausbildung der Eischale halten nicht gleichen Schritt. Ich machte bald die Wahrnehmung, dass es nicht möglich sei, aus der Beschaffenheit der Schale des Eies einen einigermassen sicheren Schluss auf die mehr oder weniger weit vorgeschrittene Furchung des Eies zu ziehen. Denn wenn auch im allgemeinen ein Ei mit schon ganz verkalkter Schale in der Entwickelung seiner Keimscheibe weiter vorgeschritten war, als ein Ei mit erst häutiger Schale, so fanden sich doch unter den Eiern mit gleich weit entwickelter Schale die Keimscheiben in ganz verschieden weiter Entwickelung. Zeigen doch, wie auch Duval hervorhebt, ganz frisch gelegte Eier die Keimscheibe in sehr verschiedenen Stadien der Entwickelung.

Im Laboratorium wurden die Eier unter 0,6 %iger Kochsalzlösung eröffnet, von der Schale und dem Eiweiss befreit und auf dem Dotter die Seite des stumpfen und des spitzen Poles markiert. Da sich die von Duval angegebene, oben geschilderte Markierungsmethode — mit einem aufgesetzten, aus Kartenstreifen zusammengebogenen, gleichschenkeligen Dreieck, das mit Osmiumsäure gefüllt wurde und so die Dotteroberfläche in Dreiecksform schwärzte, — aus verschiedenen Gründen, auf die ich weiter unten zurückkommen werde, nicht empfahl, so nahm ich die Bezeichnung auf andere Weise vor. In der durch die Ansatzstellen der beiden Chalazen (entsprechend den beiden Eipolen) und die Mitte der Keimscheibe bestimmten Linie wurden beiderseits etwa 1 cm von der Keimscheibe entfernt, Igelstacheln in die Dotterkugeln eingestochen, von denen der auf der Seite des stumpfen Pols gelegene durch einen roten Seidenfaden bezeichnet war. Die so behandelten Dotter wurden sofort in die Härtungsflüssigkeit eingelegt. Als solche wurden in der ersten Zeit verschiedenartige Flüssigkeiten versucht, ohne dass

es gelang, mit irgend einer völlig zufriedenstellende Resultate zu erzielen.

Duval hat nach seinen oben angeführten Methoden seine Präparate immer einer doppelten Härtung unterzogen; erstens einer partiellen, oberflächlichen, welche nur die Keimscheibe nebst ihrer näheren Umgebung betraf, behufs Markierung der Richtung, mit Osmiumsäure oder absolutem Alkohol und zweitens darauf folgend einer längeren meist mehrere Tage dauernden Härtung in toto in Chromsäure, resp. in absolutem Alkohol. Diesen Umstand möchte ich hier noch einmal hervorheben, weil dadurch vielleicht das Auftreten der Duval'schen „Cavité de segmentation", möglicherweise auch die, wie ich oben angeführt habe, durchgängige Abhebung der Keimscheibe von dem darunter liegenden Dotter zu erklären ist.

Die von mir angewandten Härtungsflüssigkeiten ergaben zunächst nur wenig erfreuliche Bilder. Auch ich konnte die von Duval erwähnte Beobachtung bestätigen, dass Alkohol, — den ich übrigens nicht, wie Duval, sofort als Alkohol absolutus, sondern in allmählich steigender Konzentration von 70%igem beginnend, auf die Keimscheibe wirken liess, — und ebenso wässerige Sublimatlösung das Gewebe kolossal schrumpfen liessen und somit das Bild der Keimscheibe auf den Schnitten erheblich veränderten. Weit besser wurde die Form erhalten bei der Einwirkung der übrigen Härtungsflüssigkeiten, welche der Reihe nach probeweise angewandt wurden. Es waren dies: Konzentrierte wässerige Pikrinsäurelösung, eine Mischung von 90%igem Alkohol und konzentrierter wässeriger Pikrinsäurelösung (3:1), Perenyi'sche Flüssigkeit, Chrompikrinsäure (nach Fol), Chromessigsäure und $^1/_3$%ige Chromsäurelösung. Jedoch stellte sich bei allen diesen Härtungsmitteln wiederum der Übelstand heraus, dass es bei so gehärteten Präparaten fast nie gelang eine gute Kernfärbung zu erzielen. — Schliesslich ging ich auch zu der von Duval empfohlenen Methode der Einwirkung höherer Temperaturen über. Jedoch kom-

binierte ich sie nicht — ausser in einem einzigen Falle, in welchem heisse $^{1}/_{3}$ %ige Chromsäure angewandt wurde, — mit der Wirkung von Chromsäure, erhielt aber brauchbare Resultate.

Ich verfuhr dabei in folgender Weise: Die zu härtenden Dotter, auf welchen unter physiologischer Kochsalzlösung nach der oben beschriebenen Weise mittelst eingestochener Igelstacheln die Seite des stumpfen und des spitzen Pols bezeichnet war, wurden mit Hilfe eines tiefen Löffels auf Watte in ein grosses Gefäss mit kochendem Wasser gelegt, nachdem die Flamme, welche das Wasser zum Kochen erwärmt hatte, ausgelöscht war. Auf die Weise wurde vermieden, dass die Eier infolge des Wellens des kochenden Wassers hin- und hergeworfen, gedrückt oder gequetscht wurden. In diesem Wasser, welches also eine Temperatur von ungefähr 90° C. besass und nur ganz allmählich abkühlte, verblieben die Eier 10 Min. lang. Hierauf wurden die jetzt völlig erstarrten Dotter, ebenfalls noch auf Watte, in 70 %igen Alkohol gelegt, in welchem sie 24—36 Stunden verblieben. Mit einem scharfen Messer wurde nun unter Alkohol die Keimscheibe nebst umgebenden Dotter nach Duvals Vorbild in Form eines gleichschenkligen Dreiecks derartig herausgeschnitten, dass die Basis des Dreiecks das vordere, die Spitze des Dreiecks das hintere Ende der Keimscheibe bezeichnete. Dies war leicht ausführbar, da die vorher eingestochenen Igelstacheln mit Sicherheit die Seite des stumpfen und des spitzen Eipoles auf dem Dotter angaben. Die herausgeschnittenen Dotterstücke mit der Keimscheibe wurden nun in einer steigenden Alkoholreihe weiter gehärtet. Alsdann wurden sie 24 Stunden im Dialysator anhydriert, 24 Stunden in dickes Cedernholz gelegt und wiederum 24 Stunden mit Paraffin in der Wärme imbibiert. Jedes einzelne Stück wurde hierauf in ein kleines Paraffinblöckchen eingeschmolzen und nach dem völligen Erstarren des Paraffins in einem Kästchen, mit dem zugehörigen Begleitetiquette versehen, aufbewahrt. Auf diese Weise

kam ich zuletzt, nachdem mir schon ein Teil des Materials verloren gegangen war [1]), zu befriedigenden Präparaten. Einerseits erstarrte das Eiweiss durch die Einwirkung des heissen Wassers so schnell in seiner normalen Form und so fest, dass die nachher eingeleitete Behandlung mit Alkohol keine Schrumpfung oder Formänderung mehr bewirken konnte und andererseits nahmen die so gehärteten Präparate jede beliebige Kernfärbung an.

Diese Methode der Härtung hatte zwar den Nachteil, dass die Keimscheibe auf dem gehärteten Dotter nur sehr undeutlich zu sehen und es deshalb nicht möglich war, Oberflächenbilder von den gehärteten Keimscheiben anzufertigen. Da jedoch bei den jungen Furchungsstadien, mit denen ich zu thun hatte, an einem Oberflächenbilde nur sehr wenig und mit Ausnahme der schon von Götte (2) und Kölliker (3) hervorgehobenen excentrischen Lagerung des Furchungsherdes noch nichts von Belang zu sehen ist, so verzichtete ich auf die Oberflächenbilder. Ebenso schien es mir von grösster Wichtigkeit die Eier möglichst frisch in die Härtungsflüssigkeit zu bringen; ich sah daher auch davon ab, die noch ungehärteten Keimscheiben von der Oberfläche zu zeichnen, da hierdurch die Vornahme der Härtung unter Umständen erheblich aufgehalten worden wäre.

Gefärbt wurden die Präparate mit wenigen Ausnahmen erst nach dem Schneiden auf dem Objektträger. Es erwies sich dies als zweckmässiger, da man so die Intensität der Färbung bequemer kontrollieren und abpassen kann.

Zum Schneiden wurden die Präparate nach der am hiesigen Institut üblichen Weise, wie schon erwähnt, in Paraffin — nicht in Collodium, wie es Duval gethan hat, — eingebettet. Um nun die Mikrotomschnitte in der bestimmten, gewünschten Rich-

[1]) Die meisten Proben mit diesen Fixierungsmitteln wurden an gelegten Hühnereiern angestellt, so dass der Verlust an Keimscheiben ungelegter Hühnereier kein zu erheblicher war.

tung führen zu können, wurde das Präparat, da im wesentlichen Längsschnitte angelegt wurden, auf einem Born'schen Orthostaten so aufgesetzt, dass die Basis des Dreiecks nach links, die Spitze nach rechts sah, und in dieser Richtung auch in den Paraffinblock auf dem Tisch des Mikrotoms eingeschmolzen. Die derartig aufgesetzte Keimscheibe wurde nun mit dem Messer meist am linken Rande beginnend in eine Serie von Schnitten zerlegt. Jeder Schnitt war 0,02 mm (= 20 μ) dick. Dünnere Schnitte anzufertigen erwies sich nicht als zweckmässig, da alsdann einerseits der leicht bröckelnde Dotter öfters zu Brüchen und Rissen in der Keimscheibe Veranlassung gab und andererseits bei so dünnen Schnitten zu wenig Kerne in jeden einzelnen Schnitt fielen. Sehr erleichtert wurde das Schneiden durch die Benützung des von Herrn Professor Born angegebenen Schnittstreckers. Die Schnitte wurden in fortlaufender Reihe auf dem Objektträger fixiert, und zwar so, dass sie auf den mit 50⁰/oigem Alkohol benetzten Objektträger in der Kälte aufgelegt wurden. Nach Verdunstung des Alkohols wurden die Objektträger mit den Schnitten 24 Stunden lang in den Brutschrank bei einer Temperatur von ca. 30⁰ C. zum festeren Antrocknen gelegt. Hierauf wurden die Präparate behufs noch besserer Fixierung mit einer niedrigen Schicht sehr dünnflüssiger Strasser'schen Klebmasse überstrichen und einige Minuten auf den Paraffinofen gebracht, so dass das Paraffin gerade zu schmelzen begann, um die eventuell durch das Paraffin und die Klebmasse mit eingeschlossenen Luftblasen herauszubringen. Das Paraffin wurde mit Xylol entfernt und dann die Präparate durch eine Mischung von Alcohol absolutus mit Chloroform (9 : 1) und eine absteigende Alkoholreihe in die Farbflüssigkeit überführt.

Zur Erzielung einer guten Färbung, d. h. einer Färbung, welche die Kerne und Zellgrenzen möglichst deutlich, den Dotter aber nur schwach und womöglich noch schwächer als das Zellplasma färbte, wurden mit den verschiedensten Farben Versuche

angestellt. Ganz misslungen erwiesen sich einige Färbungsversuche mit Indulin, das in verschiedenartigen Lösungen angewandt wurde. Schlecht gelangen auch die Färbungen mit Ehrlich'schem Hämatoxylin. Am geeignetsten zeigte sich schliesslich alkoholisches Boraxkarmin (von Grübler), in welchem die Präparate 24 Stunden belassen wurden. Alsdann kamen sie ebenfalls 24 Stunden lang in $^1/_4$ $^0/_0$igen sauren (70er) Alkohol, dem etwas Orange G. — auf 60 ccm Alkohol 12 Tropfen einer konzentrierten wässerigen Lösung — zugesetzt war, zum Entfärben. Durch das zugesetzte Orange nahm, wenn die Färbung gut gelang, der Dotter eine gelbliche Farbe an, welche ihn deutlich von dem rosafarbenen Zellplasma unterschied, während die Kerne lebhaft rot erschienen. Gut waren auch die Resultate, welche Färbungen mit Bizzozero'schem und Weigert'schem Pikrokarmin ergaben. Hübsche Kernfärbungen erhielt ich auch bei einigen wenigen Versuchen, welche ich mit Böhmer'schem Hämatoxylin und nachheriger Entfärbung mit Eisenoxydammoniumsulfat, sowie mit Meyer'schem Hämalaun anstellte. Jedoch war bei beiden Färbungsmethoden der Dotter zu stark mitgefärbt. Die wenigen im ganzen gefärbten Präparate verblieben 36—48 Stunden in der Karminlösung und dann noch ebenso lange in saurem Alkohol, mussten aber meist nochmals auf dem Objektträger in saurem Alkohol mehr oder weniger lange entfärbt werden.

Von den zur Untersuchung gelangten Eiern erwies sich zunächst ein verhältnismässig grosser Bruchteil als anormal entwickelt. Die Keimscheibe war bei denselben zuweilen ganz, zuweilen nur teilweise mit zahlreichen Vakuolen durchsetzt. An solchen vakuolisierten Stellen war das Keimplasma entweder noch völlig ungefurcht, oder es waren durch ein paar unregelmässige Furchen einige grosse verschieden geformte Plasmaschollen abgegrenzt, welche fast nie einen Kern in sich schlossen. Alle derartigen Keimscheiben wurden natürlich von

der Betrachtung ausgeschlossen, obwohl zuweilen nur ein Teil der Keimscheibe vakuolisiert war, während das übrige Stück sich scheinbar normal gefurcht hatte. Ich halte es für nicht unmöglich, dass ein Teil dieser anormal entwickelten Eier unbefruchtet gewesen ist (s. oben), zumal Kölliker (4) genau dieselben Erscheinungen an den von ihm untersuchten, unbefruchteten Hühnerkeimscheiben beobachtet hat, und auch Oellacher (8) ganz ähnliche Abbildungen seiner Arbeit über die Entwickelung unbefruchteter Hühnerkeime beigiebt.

Da es nicht angängig ist, hier alle von mir untersuchten Keimscheiben näher zu beschreiben, so will ich nur einige herausgreifen, welche die besonders typischen Stadien der Furchung repräsentieren und gewissermassen als Paradigmata dienen können; den Beschreibungen sind stets Medianschnitte zu Grunde gelegt. Ausser diesen hier beschriebenen habe ich noch alle möglichen Übergangsstadien beobachtet. Es waren im ganzen etwa dreissig Serien mehr oder weniger brauchbar.

Stadium I.

Die Bilder, welche ich von den allerersten Furchungsstadien erhielt, entsprechen im ganzen und grossen der Kölliker'schen Darstellung.

Die ersten Furchen schneiden senkrecht von der Oberfläche aus ein und erweitern sich an ihrem Ende in der Tiefe häufig zu einem rundlichen oder dreieckigen Hohlraume. Die so seitlich abgegrenzten Stücke hängen anfänglich nach unten zu breit mit dem ungefurchten Bildungsdotter zusammen. In etwas älteren Eiern treten dann horizontale Spalten auf, welche die Enden der senkrechten Furchen verbinden und so die ersten Furchungsstücke auch nach unten abgrenzen. Mit dem Auftreten neuer Furchen erweitert sich die untere Abgrenzungslinie zu einer etwas ansehnlicheren, horizontalen Spalte, so dass in der That Bilder

herauskommen, wie sie Duval in Fig. 2 und 4 seiner Arbeit (6) abgebildet hat; nur dass ich diese Spalte niemals so regelmässig begrenzt fand, wie sie in den Bildern Duvals dargestellt ist, Auf manchen Schnitten war sie unterbrochen, indem die Furchungsabschnitte in der Mitte noch nach unten mit der ungeteilten Masse des Bildungsdotters zusammenhingen, in anderen war sie nur in einem Teil des Schnittes sichtbar. Kerne waren sowohl in den Furchungsabschnitten wie in dem ungefurchten Bildungsdotter recht zahlreich nachweisbar.

Da kein einzelnes meiner Bilder recht typisch erschien und ich nicht kombinieren wollte, habe ich für dieses Stadium keine besondere Abbildung gegeben.

In welcher Weise die Furchung und Höhlenbildung weiterhin sich gestaltet, ergiebt sich aus der Untersuchung wenig älterer Keimscheiben, für die ich folgende Keimscheiben der Schilderung zu Grunde legen will.

Stadium II.

A. Fig. 1 u. 2 — (Vergr. 40fach).

Die erste Keimscheibe (Fig. 1 u. 2) stammt von einem ungelegten Hühnerei mit schwach verkalkter Schale. — Härtung: Heisses Wasser mit Nachhärtung in Alkohol. — Färbung: Boraxkarmin und Orange G. — Schnittdicke: 0,02 mm. Der Längsdurchmesser der Keimscheibe beträgt 2,7 mm; ihre grösste Dicke 0,2 mm. Im Oberflächenbilde würde diese Keimscheibe ungefähr der Figur 21 in Köllikers Embryologie (4) oder der Kopie nach Coste entsprochen haben, die Kölliker ebendaselbst p. 68 Fig. 15 mit 4 bezeichnet.

Betrachtet man den Bildungsdotter als Ganzes, so hat er die Form einer bikonvexen Linse, deren dem Centrum des Eies zugewendete Fläche stärker gekrümmt ist, als die oberflächliche. Die Krümmung an der unteren Fläche ist aber nicht gleich-

mässig. Wie man an den Medianschnitten deutlich sieht, erscheint das Hinterende etwas dicker und stumpfer, das Vorderende etwas flacher und schärfer, auch ist das erstere immerhin nach unten etwas deutlicher abgegrenzt, als das letztere. An den Rändern der Keimscheibe hängen die in einfacher Lage vorhandenen grossen Furchungsabschnitte, wie man sowohl vorn und hinten an den abgebildeten mittleren Schnitten, als auch an den (nicht abgebildeten) seitlichen Schnitten sehen kann, breit mit dem untenliegenden weissen Dotter zusammen, nur hier und da beginnt ein Stück sich nach unten durch eine feine Spalte abzugrenzen. Selbst aber wo dies der Fall ist, geht das hinterste und vorderste Ende kontinuierlich in den Dotter über. Gegen die Mitte der Scheibe (bikonvexen Linse) folgen mehrere Lagen kleiner und mit Ausnahme von einzelnen an der Unterfläche gelegenen Zellen, allseitig abgegrenzter Furchungsabschnitte. Die kleinsten Zellen haben circa 0,1 mm Durchmesser. Der Kern ist in diesen, wie übrigens auch in den peripheren grossen Furchungsabschnitten, leicht nachweisbar.

Einzelne Zellen der untersten Lage hängen, wie oben angedeutet, noch mit der Unterlage so zusammen, als wollten sie sich eben von derselben ablösen. Im übrigen erstreckt sich zwischen der untersten Lage von Furchungskugeln und der Unterlage, die wohl als eine Mischung von Protoplasma und weissem Dotter aufzufassen ist, ein flacher Spalt. An manchen Stellen ist derselbe unterbrochen, indem eben die Furchungsabschnitte noch mit der Unterlage zusammenhängen, an anderen erscheint er minimal, indem die untersten Zellen sich dicht an die Unterlage anlegen und dieselbe eindrücken, wieder an anderen Stellen aber erweitert sich der Spalt zu einer ziemlich geräumigen Höhle (wie in Fig. 1), die sich nach oben bis unter die oberste Zelllage erstreckt und mannigfache Ausläufer zwischen die locker gelagerten unteren Zellen aussendet. Diese erweiterten Stellen des Spaltes wechseln ihre Lage in den ver-

schiedenen Schnitten ganz unregelmässig, bald trifft man sie mehr vorn, bald mehr hinten; sie scheinen regelmässig von besonders kleinen Furchungsabschnitten begrenzt zu sein. Die Länge eines solchen Höhlendurchschnitts betrug circa 1,3 mm, ihre grösste Höhe etwa 0,12 mm. Gerade in dem Schnitte, den ich der Zahl nach und nach dem Verhalten des weissen Dotterzapfens als den mittelsten ansprechen muss (Fig. 2), fehlt eine Erweiterung der Höhle. Man sieht nur zwischen Unterlage und den untersten Zellen eine feine Spalte, die sich unregelmässig zwischen die unteren locker gelagerten Zellen fortsetzt. Dicht daneben finden sich aber solche Erweiterungen (die Schnitte, die in Fig. 1 u. 2 abgebildet sind, sind nur sieben Schnittdicken von einander entfernt).

Es ist zweifellos, dass diese Spalte mit ihren Erweiterungen und Fortsetzungen als Furchungshöhle anzusprechen ist. Den durch die ersten horizontalen Furchen abgegrenzten obersten Zellen haben sich also durch ein Tiefergreifen der Furchung neue Reihen von Zellen angefügt. Bei der Abfurchung derselben traten zwischen ihnen Zwischenräume auf, die sich endlich zwischen ihnen und der Unterlage zu einer schmalen horizontalen Spalte von grösserer Ausdehnung vereinigen. Diese schmale primäre Furchungshöhle erweitert sich aber an verschiedenen Stellen zu grösseren Hohlräumen, die sich bis an die oberste Zelllage heran erstrecken.

B. (Fig. 3 u. 4, Vergr. 40fach.)

Für dieses Stadium will ich noch eine ältere Keimscheibe beschreiben und abbilden. Dass dieselbe älter ist, ergiebt sich ohne weiteres daraus, dass die Furchungszellen bedeutend kleiner geworden sind. Im Centrum liegen schon drei Schichten übereinander. Am Rande ist meist nur eine Schicht grösserer Zellen vorhanden, selten schieben sich noch unvollkommen abgeschnürte Stücke unter diese. Die Furchungshöhle erscheint nun unter dem centralen Teile der Keimscheibe als ein recht

ansehnlicher Hohlraum. Derselbe hat sich offenbar, wie die nach unten ziemlich tief konvexe Kontur lehrt, gegen die Unterlage hin ausgebaucht. Immer noch aber hängt die 3—4 Zelllagen dicke Furchungshöhlendecke hie und da mit der Unterlage durch pfeilerartige Zellen zusammen. Gerade in dem mittelsten abgebildeten Schnitte ist das der Fall; man sieht, wie sich der Furchungshöhlenboden nach der Stelle hin, wo der Pfeiler festsitzt, erhebt. Namentlich an den Rändern der Furchungshöhle sind noch zahlreiche Stücke in der Abschnürung vom Furchungshöhlenboden begriffen; leider war das Karmin aus den Kernen etwas zu sehr ausgezogen, so dass ich über den Kerngehalt solcher Stücke keine sicheren Angaben zu machen vermag. Die Zellen der Furchungshöhlendecke schliessen etwas dichter aneinander, aber auch jetzt fehlt es nicht an spaltförmigen Verlängerungen der Furchungshöhle zwischen den Zellen der unteren Lagen. Die grösseren Furchungsstücke des Randes beginnen sich nun an sehr vielen Stellen von der Unterlage abzuschnüren; dabei bilden sich an den betreffenden Stellen flache Spalten aus, die mitunter mit der Furchungshöhle zusammenhängen (Fig. 4), häufig aber ist dies nicht der Fall (Fig. 3 hinten). Niemals ist der eigentliche Rand der Keimscheibe von der Dotterunterlage abgesetzt.

Die allgemeine Form der Keimscheibe ist noch ziemlich dieselbe, wie früher. Dieses Stadium lässt sich wohl als dasjenige bezeichnen, bei dem die Ausbildung der Furchungshöhle ihren Höhepunkt erreicht hat. Bei anderen Keimscheiben, die im übrigen der beschriebenen entsprachen, war sie niemals so gross. Dabei ist, wie die Abbildungen lehren, die Decke der Furchungshöhle etwas eingesunken.

Ich würde daher auf die Vermutung kommen, dass die Furchungshöhle sich durch Senkung des Bodens im vorliegenden Falle etwas künstlich vergrössert hat, wenn nicht gerade Bilder wie das von Fig. 4 vorlägen, die sehr dagegen sprechen.

Stadium III.

A. (Fig. 5, Vergr. 40fach).

Ein ungelegtes Hühnerei mit schwach verkalkter Schale, gehärtet in heissem Wasser und nachgehärtet in Alkohol. — Färbung: Pikrokarmin nach Weigert. — Schnittdicke 0,02 mm. Fig. 5 ist ein mittlerer Schnitt.

Der Durchmesser der Keimscheibe beträgt 2,9 mm, ihre grösste Dicke 0,25 mm. Die Keimscheibe ist völlig durchgefurcht; die einzelnen Zellen haben eine Dicke von 0,075 bis 0,12 mm. An den Rändern der Keimscheibe finden sich grössere Teilstücke, von denen sogar hie und da noch eines mit der Unterlage zusammenhängt. Die kleinsten Zellen sind in der Mitte gelegen und zwar hier in 3 bis 4 Schichten übereinander, während an der Peripherie die Keimscheibe nur einschichtig ist. — Das vordere Ende der Keimscheibe erscheint schlanker als das hintere. —

Unter der Mitte der durchgefurchten Keimscheibe ist nur eine minimale Spalte sichtbar, welche unten vom Dotter in einer leicht welligen Linie begrenzt wird und sich an mehreren Stellen nach oben zwischen den aneinander grenzenden Furchungszellen etwas erweitert.

Diese Spalte darf nicht verwechselt werden mit einer viel grösseren, sicher artifiziellen Spalte, die, wie eine genaue Untersuchung zeigt, sich an manchen Schnitten in der obersten Schicht des weissen Dotters gebildet hat. Es ist die immer deutliche, etwas homogene Grenzschicht des weissen Dotters mit einer oder zwei Lagen weisser Dotterkörner, die abgehoben die Decke dieser künstlichen Spalte bildet.

Von der grossen Furchungshöhle des vorigen Stadiums ist also bei dem weiteren Fortschreiten der Furchung in unserem Stadium nur ein minimaler Rest übrig geblieben, der sich nur unter der Mitte der Keimscheibe findet; die Ränder ruhen direkt auf dem Dotter auf.

Die Masse der kleinen Zellen in der Mitte der Keimscheibe wird natürlich auf den seitlichen Schnitten je näher dem Rande

zu desto mehr auf einen kleinen Raum zusammengedrängt, während das noch wenig gefurchte Vorder- und Hinterende der Keimscheibe sich einander allmählich nähern und schliesslich in der Mitte zusammenstossen.

In den meisten Zellen kann man in den Schnitten Kerne auffinden. — Dotterkerne sind im Dotter unter den Randteilen der Keimscheibe, im „Dotterwall" nach Rauber (5) vereinzelt zu bemerken. — Der weisse und gelbe Dotter verhalten sich ebenso wie in den vorigen Stadien. Der weisse Dotterzapfen erschien, wie meistens, etwas nach hinten abgebogen.

In diesem Stadium würde offenbar die Mitte der Keimscheibe im Oberflächenbilde in kleine polygonale Felder zerlegt erscheinen, die Keimscheibe entspricht also ungefähr der Nr. 5 (nach Coste) in Köllikers Embryologie pag. 68 Fig. 15.

Zu diesem Stadium III, bei dem die primäre Furchungshöhle auf ein Minimum reduziert erscheint, will ich noch eine zweite ältere Keimscheibe schildern.

B. (Fig. 6, Vergr. 40fach.)

Ein ungelegtes Hühnerei mit schwach verkalkter, noch leicht eindrückbarer Schale, gehärtet in heissem Wasser, nachgehärtet in Alkohol. — Färbung: Pikrokarmin nach Bizzozero. — Schnittdicke 0,02 mm. — Fig. 6 ist der Medianschnitt.

Der Durchmesser der Keimscheibe beträgt 2,9 mm, ihre grösste Dicke 0,3 mm.

Die Keimscheibe ist vollständig durchgefurcht. Die einzelnen Zellen haben einen Durchmesser von 0,05 bis 0,1 mm. Die kleinsten Zellen liegen in der Mitte, grössere am hinteren und besonders am vorderen Ende. An letzterem sind auch einige Zellen, welche bis 0,15 mm Durchmesser aufweisen. Etwas hinter der Mitte, wo auch die Keimscheibe die grösste Dicke erreicht, ist die Zahl der übereinander liegenden Zellreihen am

grössten. Es liegen hier bis sechs Zelllagen übereinander. Am regelmässigsten liegen die Zellen der obersten Schicht, in welcher streckenweise die ungefähr kubischen Zellen dicht nebeneinander in einer Reihe gelagert sind. — In den meisten der kleineren Zellen aus der Mitte sind die Kerne leicht nachweisbar.

Die Zellmasse der Keimscheibe ist gegen den darunter liegenden Dotter durch eine Linie scharf abgesetzt. An einzelnen Stellen, besonders etwas hinter der Mitte, nimmt diese Grenzlinie den Charakter einer schmalen Spalte an. Etwas deutlicher ausgeprägt ist diese Spalte auf einigen seitlichen Schnitten der Keimscheibe. Hinten und vorn ist nichts von einem derartigen Grenzspalt zu sehen.

Die Keimscheibe nimmt auf den seitlichen Schnitten allmählich an Länge und Dicke ab. Die Furchungskugeln werden nach dem Rande zu immer grösser. — Das Vorderende ist in der Furchung etwas gegen das hintere Ende zurück. Letzteres ist auch stumpfer und deutlicher gegen den weissen Dotter abgesetzt als das Vorderende, das spitzer erscheint und eine weniger scharfe Begrenzung gegen den darunter liegenden Dotter aufweist. — Dotterkerne sind nur sehr vereinzelt und nicht in jedem Schnitte im Dotterwall zu finden. — Der weisse und gelbe Dotter verhalten sich ebenso wie in den vorigen Stadien.

Jetzt ist also die ganze Keimscheibe auch in ihren Randpartien in kleinste Furchungskugeln zerlegt, entspräche mithin im Oberflächenbilde ungefähr der Nr. 6 (von Coste) in Fig. 15, pag. 68 der Kölliker'schen Entwickelungsgeschichte. Die in den früheren Stadien aufgetretene Höhle, die primäre Furchungshöhle, ist fast vollständig verschwunden.

Stadium IV.

A. (Fig. 7, Vergr. 40fach.)

Die Keimscheibe gehört einem ungelegten Truthuhnei (Meleagris gallopavo) mit völlig verkalkter, ganz harter Schale an.

— Härtung: Heisses Wasser mit Nachhärtung in Alkohol. — Färbung: Pikrokarmin nach Weigert. — Schnittdicke: 0,02 mm. — Fig. 7 ist der Medianschnitt.

Der Durchmesser der Keimscheibe beträgt 3,0 mm, ihre grösste Dicke 0,02 mm.

Die Keimscheibe ist überall gleichmässig durchgefurcht. Der Durchmesser der einzelnen Zellen beträgt etwa 0,02—0,04 mm. Vorn und hinten liegt die Keimscheibe dem Dotter unmittelbar auf; in der Mitte ist sie jedoch von ihm durch eine grosse, unregelmässige Höhle getrennt, deren Länge ungefähr 1,2 mm, deren grösste Höhe 0,1—0,12 mm beträgt. Die Höhle reicht bei weitem mehr nach hinten als nach vorn. Der Boden der Höhle ist leicht konkav und wird vom Dotter gebildet; nach oben dagegen zeigt die Höhle verschiedene Ausbuchtungen in die Zellmasse der Keimscheibe hinein. — Die Höhle nimmt in den Seitenschnitten ebenso wie die Keimscheibe an Länge und Höhe allmählich ab, jedoch geht die Abnahme der Höhle in der Länge schneller vor sich als in der Höhe.

Diese Höhle ist grösstenteils mit einem homogenen, auf dem gefärbten Schnitte blass hellgelb erscheinenden Gerinsel angefüllt und schliesst zahlreiche isolierte, runde Zellen ein. Dieselben sind grösser als die anderen Zellen der Keimscheibe, etwa 0,05—0,08 mm im Durchmesser, zeigen eine starke Körnelung im Innern und liegen zum Teil abgetrennt von der Zellmasse der Keimscheibe auf dem Boden der Höhle dem Dotter auf.

In der Decke dieser neuen Höhle, die wir mit Duval u. a. als subgerminale Höhle bezeichnen wollen, liegen jetzt noch mindestens vier Zellschichten übereinander; die oberste Zelllage unterscheidet sich durch ihre regelmässige Anordnung und die annähernd kubische Form der Zellen von den darunter liegenden Schichten, eine Differenzierung, welche übrigens schon in den früheren Stadien angedeutet war. Dieser Unterschied verschwindet aber allmählich sowohl nach vorn und hinten wie auch in den

seitlichen Schnitten nach dem Rande zu. Es beginnt also jetzt die Differenzierung zwischen Ektoderm und primitivem Entoderm von der Mitte der Keimscheibe ausgehend, ohne indessen die Ränder zu erreichen.

Das hintere Ende der Keimscheibe ist wiederum deutlicher und schärfer abgesetzt als das vordere, welches schlanker ist und allmählich in den weissen Dotter übergeht. An beiden Enden, vor allem aber am vorderen, sieht man vereinzelte Kerne isoliert im Dotter liegen. — Ebenso bemerkt man in allen Schnitten besonders in den Randschnitten mehrere Vakuolen unter dem vorderen und hinteren Ende der Keimscheibe im Dotter. Es ruht also der ganze Randteil der Keimscheibe auf einem im Dotterwall liegenden „Vakuolenkranze" — im übrigen zeigen der weisse und der gelbe Dotter dasselbe Verhalten wie in den vorigen Stadien.

Gegen die soeben beschriebene Keimscheibe können einige Bedenken erhoben werden. Erstens stammt dieselbe von einem Truthuhnei. Es können also keine direkten Vergleichungen der Grössenverhältnisse mit den übrigen, von Haushühnern stammenden Keimscheiben gemacht werden. Ausserdem aber ist, wie beschrieben, die Keimscheibe im Dotter von einem Vakuolenkranze umgeben, eine Erscheinung, welche wir bei keinem einzigen der übrigen normal entwickelten Eier beobachtet haben, die aber nach Oellacher (8) bei unbefruchteten Eiern die Regel zu sein scheint. Es ist auch gerade bei diesem Ei nach der Art unserer Eierbeschaffung am ehesten möglich, dass dasselbe unbefruchtet war; denn Truthühner werden in der hiesigen Gegend auf den Hühnerhöfen überhaupt nur selten, häufig nur in wenigen Exemplaren mit den Haushühnern zusammen und seltener zur Zucht gehalten. Da aber diese Keimscheibe in Bezug auf Härtung und Schnittführung besonders gut gelungen ist, und daher ein recht anschauliches Bild von diesem Stadium darbietet, habe ich dieselbe an dieser Stelle mit

angeführt. Ich füge noch die Beschreibung eines ebensolchen Stadiums vom Hühnerei hinzu, bei welchem allerdings während der Behandlung, wahrscheinlich infolge Austretens von Flüssigkeit aus der unter dem Keim liegenden Höhle und dadurch bedingtes Einsinken der Höhlendecke, in letzterer im hinteren Teile eine Fältelung entstanden ist, welche jedoch die allgemeine Betrachtung nicht stört.

B. (Fig. 8, Vergr. 40fach.)

Ein ungelegtes Hühnerei mit völlig verkalkter Schale, in heissem Wasser gehärtet, mit Nachhärtung in Alkohol. — Färbung: Pikrokarmin nach Weigert. — Schnittdicke: 0,02 mm Fig. 8 stellt den Medianschnitt dar.

Der Längsdurchmesser der Keimscheibe beträgt 3,0 mm, ihre grösste Dicke 0,2 mm.

Die Zellmasse der Keimscheibe besteht durchweg aus kleinen Zellen von 0,02—0,03 mm Durchmesser. Man kann in derselben deutlich einen mittleren verdünnten Teil von dem dickeren Vorder- und Hinterende (Randwulst) unterscheiden. Ersterer besitzt, abgesehen von der Fältelung im hinteren Teil, eine nach oben leicht konvexe Begrenzung; nach unten verläuft seine Grenze sehr unregelmässig. Derselbe ist noch 3—4 Zellenlagen stark, an einzelnen Stellen zählt man sogar noch mehr; doch ist die Zählung wegen der Faltenbildung nicht sicher. Auch hier ist schon eine deutliche Differenzierung zwischen der oberflächlichen Zellschicht (Ektoderm) und den unteren Schichten (primitives Entoderm) zu konstatieren, die jedoch im Bereiche des Keimwulstes nur streckenweise ausgeprägt ist. Unter diesem verdünnten, mittleren Teil der Keimscheibe erstreckt sich eine weite Höhle, die etwas weiter nach hinten als nach vorn reicht. Ihre Länge beträgt im Medianschnitt 1,8 mm, ihre grösste Höhe 0,15 mm. Ihre untere Grenze, die in einer schwach konkaven Linie verläuft, wird vom weissen Dotter gebildet, ihre Decke

bildet die unregelmässige und stark zerklüftete Unterseite der Keimzellenmasse. Die ganze Höhle ist ausgefüllt von einem homogenen, im gefärbten Schnitte schwach gelb erscheinenden Gerinnsel und schliesst eine Anzahl rundlicher, grösserer Zellen ein, die häufig isoliert liegen und im Inneren stark granuliert sind. Vorn und hinten wird die Höhle durch den Randwulst der Keimscheibe, der direkt auf dem Dotter aufliegt, begrenzt. Dieser Wulst besitzt seine grösste Dicke ungefähr in der Mitte und läuft von hier aus nach dem Rande zu spitz aus. Das hintere Ende ist etwas stumpfer und gegen den darunter liegenden Dotter schärfer begrenzt als das vordere. Auf den seitlichen Schnitten nimmt die Höhle nach dem Rande zu allmählich an Ausdehnung ab, in den seitlichsten Partieen — im Bereiche des Randwulstes — ist sie ganz verschwunden, und die Keimscheibe besitzt wieder eine bikonvexe Form.

Im Dotterwall, besonders unter dem vorderen Rande, sieht man deutlich vereinzelte Dotterkerne liegen. Weisser und gelber Dotter verhalten sich ebenso wie in den früheren Stadien.

Wir sehen also, dass in diesem Stadium an Stelle der früheren fast verschwundenen Furchungshöhle eine neue grosse Höhle (die subgerminale Höhle) unter der Keimscheibe sich bildet, und die Keimscheibe selbst ihre bisherige bikonvexe Form verliert. Zugleich hiermit beginnt von der Mitte der Keimscheibe aus die Differenzierung in Ektoderm und primitives Entoderm; dieselbe reicht aber in diesem Stadium noch nicht bis zum Rande der Keimscheibe.

C. (Fig. 9, Vergr. 40fach.)

Ein ungelegtes Hühnerei mit völlig verkalkter, ganz harter Schale. In heissem Wasser gehärtet mit Nachhärtung in Alkohol. — Färbung: Boraxkarmin mit Orange G. — Schnittdicke: 0,02 mm. — Fig. 9 ist ein mittlerer Längsschnitt.

Der Längsdurchmesser der Keimscheibe beträgt 3,5 mm, ihre grösste Dicke 0,17 mm.

Die Zellmasse der Keimscheibe ist überall aus kleinen Zellen zusammengesetzt. Fast unter der ganzen Keimscheibe erstreckt sich eine weite Höhle, deren Boden von dem Dotter, deren Decke von den Zellen der Keimscheibe gebildet wird. Der Längsdurchmesser der Höhle beträgt 2,7 mm, ihre grösste Höhe etwas hinter der Mitte 0,12 mm. Die Höhle erstreckt sich weiter nach hinten als nach vorn. Sie reicht hinten bis 0,25 mm vor das hintere Ende und vorn nur bis 0,6 mm hinter das vordere Ende der Keimscheibe. Die Höhle enthält zahlreiche runde grössere Zellen, welche teils isoliert, teils zu mehreren zusammenliegen. In den mittleren Schnitten nimmt diese Höhle nach dem Rande zu allmählich an Ausdehnung ab. In allen Schnitten bemerkt man ausser den grossen runden Zellen fädiges, rosa gefärbtes Gerinnsel in der Höhle, das meist dem Boden derselben aufliegt.

Die kreisförmige Zellplatte der Keimscheibe selbst scheidet sich in die dünne Höhlendecke und den ringförmigen, verdickten Rand, den Randwulst, der direkt auf dem Dotter aufruht. Die Decke der Höhle ist etwas hinter der Mitte am dünnsten — da, wo die Höhle ihre grösste Höhe besitzt —, sie misst hier nur 0,05—0,07 mm. Die Höhlendecke verdickt sich sehr erheblich nach dem Randwulst zu, so dass der Übergang in diesen ganz allmählich stattfindet und in diesem Stadium der Randwulst viel weniger durch eine plötzliche Höhenzunahme, als durch sein direktes Aufruhen auf dem Dotter charakterisert ist. Die Höhlendecke besteht aus 2—3 Zelllagen. Die oberste Zellreihe zeigt überall (auch über den Randwülsten) eine epitheliale Anordnung; es ist also jetzt ein vollkommen geschlossenes, kubisches, einschichtiges Ektoderm vorhanden. Darunter liegen ganz locker neben einander grössere, kuglige und stärker nahrungsdotterhaltige Zellen. Die

Kugeln liegen meist so locker, dass sie sich nur berühren, nicht aneinander abplatten. Es treten zwischen ihnen Zwischenräume auf, die häufig nach unten mit der subgerminalen Höhle kommunizieren. Die Dicke dieser lockeren unteren Schicht wechselt sehr erheblich, ihre untere Kontur ist demnach ziemlich unregelmässig; meist sind es zwei, nach dem Rande zu drei Zelllagen, selten findet sich nur eine Zellschicht. Im Randwulst liegen 4—5 Zelllagen übereinander (von 0,1 mm Dicke). Die untersten hängen sehr dicht mit dem darunter liegenden Dotter zusammen. In diesem finden sich verhältnismässig viele Dotterkerne. Am Hinterende der Keimscheibe erscheint der Randwulst stumpfer und kürzer abgesetzt, als am Vorderende, wo er schlanker und schärfer zugespitzt ausläuft.

Wir haben also in diesem letzten Stadium eine Keimscheibe vor uns, die mit Ausnahme des peripheren Randwulstes eine dünne Zellplatte darstellt, die sich über einer weiten, niedrigen Höhle ausspannt. Mit dem Randwulst ruht diese Zellplatte in der ganzen Peripherie auf dem Dotterwall auf; der Randwulst schliesst somit ringartig die Höhle nach aussen zu ab. Die Zellplatte selbst besteht aus zwei Blättern, dem oberflächlichen, einschichtigen Ektoderm und dem darunter liegenden mehrschichtigen, primitiven Entoderm.

Weitere Stadien, die sich bei noch älteren ungelegten Hühnereiern finden, zu beschreiben und abzubilden halte ich nicht für notwendig, da dieselben nichts mehr für meine speziellen Zwecke Entscheidendes liefern; ich möchte nur die folgenden Punkte aus solchen hervorheben:

1. Die untere Keimschicht — das primitive Entoderm oder Dotterentoderm — verdünnt sich bis auf eine Schicht ziemlich platter Zellen, die an manchen Stellen sogar grössere Unterbrechungen aufweist.

2. Der Übergang der dünnen Decke der subgerminalen Höhle in den Randwulst wird schroffer.

3. Der Randwulst grenzt immer ohne trennende Spalte an den darunterliegenden Dotter, in dem sich die Dotterkerne finden; kleinere Lücken zwischen einzelnen Zellen der untersten Lage des Randwulstes und dem Dotter finden sich wohl, dieselben sind aber nicht anders aufzufassen, als die Lücken, die an manchen Präparaten zwischen den Zellen des Randwulstes selbst anzutreffen sind. Wo man eine durchgehende Spalte zwischen Randwulst und Dotter findet, kann man sicher sein, dass dieselbe artifiziell entstanden ist.

4. Kurz vor dem Legen trennt sich am Rande des Randwulstes das Ektoderm von den unterliegenden Schichten und beginnt sich selbständig über den Dotter vorzuschieben.

Nach diesen eben geschilderten Bildern würde sich also die erste Entwickelung des Hühnerkeimes folgendermassen gestalten:

1. Die Keimscheibe des Hühnereies stellt beim Beginne der Furchung eine flache bikonvexe Scheibe dar, die nach unten allmählich in den weissen Dotter übergeht. Die Konvexität der unteren Seite der Keimscheibe ist stärker als die der freien Seite. Die stärkste Krümmung liegt nicht in der Mitte, sondern etwas hinter derselben, so dass auf Longitudinalschnitten das hintere Ende immer etwas bauchiger, das vordere Ende etwas mehr zugeschärft erscheint.

2. Das Centrum der Furchung, an dem dieselbe zuerst anfängt und auch am raschesten fortschreitet, liegt, wie es schon von Kölliker (3) und Duval (6) hervorgehoben wurde, etwas hinter der Mitte der Keimscheibe.

3. Bald nach dem Auftreten der ersten Furchungspolygone (im Flächenbilde) findet sich unter denselben zwischen ihnen und dem weissen Dotter, resp. dem noch ungefurchten Teile des Keimplasmas, eine flache Spalte (unser Stadium I). Wenn die Zahl der Furchungspolygone im Oberflächenbilde im Centrum

der Keimscheibe zugenommen hat, während die Peripherie derselben noch aus grossen radiären Segmenten besteht (Anfang unseres Stadiums II), findet man unter den centralen kleineren Elementen einen unregelmässigen Spalt, der wesentlich zwischen den Furchungsstücken und der glatten Oberfläche des weissen Dotters gelegen ist, sich aber in ganz unregelmässiger Weise zwischen die locker gelagerten, tiefen Furchungselemente hinein erstreckt. Niemals aber durchsetzt diese Spalte die obere Zelllage oder reicht unter den Randteil des Keimes. Gegen Ende unseres Stadium II besitzt diese Furchungshöhle etwas grössere Dimensionen.

Ist unser Stadium III A erreicht, so würde die Keimscheibe ungefähr der Nr. 5 nach Coste (bei Kölliker pag. 68) entsprechen. Immer noch ist um den fein durchgefurchten centralen Bezirk ein einfacher bis doppelter Kranz grösserer, radiärer Segmente vorhanden. Der Zellkomplex der gefurchten Keimscheibe stellt ebenfalls noch eine flache bikonvexe Scheibe dar. Die Zahl der sie zusammensetzenden Zelllagen ist in der Mitte am grössten (bis 4), und zwar wird die oberste Lage, wie schon von Oellacher (1) und Rauber (5) hervorgehoben wurde, entsprechend dem zeitlichen Gange der Furchung, aus den kleinsten Zellen zusammen gesetzt, während in den tiefsten Schichten weit grössere Zellen liegen. — Eine Differenzierung der oberflächlichsten Zellschicht ist noch nicht scharf ausgeprägt. — Die flache Spalte unter der Keimscheibe ist minimal geworden; sie wird durch die weitere Abschnürung von Zellen und Wachsen der ihre Decke bildenden Zellmasse allmählich immer mehr verlegt. In der Medianebene ist der Spalt daher überhaupt kaum noch zu sehen, deutlicher in den Seitenteilen.

Unser Stadium IIIB würde sich im Oberflächenbilde der Coste'schen Nr. 6 (bei Kölliker) nähern, ist aber ein wenig jünger, da am Rande noch etwas grössere Furchungssektoren vorhanden sind. Die Zahl der Zelllagen ist dicht hinter der Mitte

der bikonvexen Scheibe bis auf sechs gestiegen. Die Spalte zwischen ihr und dem Dotter ist bis auf Spuren verschwunden.

Jetzt beginnt sich die Keimscheibe deutlich zu strecken. Während sie im Stadium IIIB 2,9 mm lang ist, beträgt ihr Längsdurchmesser im Stadium IVB 3,0 und im Stadium IVC schon 3,5 mm. Hierbei wandelt sich der durchgefurchte Keim aus einer bikonvexen Scheibe, die in der Mitte am dicksten, an den Rändern zugeschärft ist, in eine konkav-konvexe Platte von kreisförmigem Umriss um, deren Ränder verdickt erscheinen. Unter der Platte tritt eine geräumige Höhle auf, deren Boden vom Dotter gebildet wird, und die seitlich von dem verdickten Rande, die auf dem Dotter direkt aufruht, abgeschlossen ist. Verfolgt man diesen Prozess genauer, wie er durch unser viertes Stadium illustriert wird, so sieht man, dass die oberste Zellschicht in der ganzen Ausdehnung der Keimscheibe sich zu einem geschlossenen Ektoderm differenziert hat.

Die unteren Zellschichten heben sich vom Dotter ab (Bildung der subgerminalen Höhle) und verdünnen sich allmählich immer mehr; statt 3—4 Zelllagen trifft man 1—2 und schliesslich kurz vor dem Legen ist nur noch eine einzige, dabei noch vielfach unterbrochene untere Zelllage vorhanden. Es wird von allen Autoren angenommen, dass diese Verdünnung der unteren Zelllagen auf einer vom Centrum gegen die Peripherie der Keimscheibe gerichteten Wanderung dieser nur locker miteinander verbundenen Zellen beruht.

Inwieweit diese Wanderung der Zellen zu einer direkten Aufstauung am Rande der Keimscheibe führt, wage ich nicht ganz sicher zu entscheiden. Die Dicke des Randes nimmt nicht so augenfällig zu, dass man ein solches Aufstauen anzunehmen gezwungen wäre. Die vorliegenden Bilder lassen sich auch so erklären, dass man annimmt, am Rande der Keimscheibe findet keine centrifugale Verschiebung der unteren Zellschichten statt, und dieser Rand verschiebe sich nur in toto

über dem Dotter hin. Natürlich unterliegen die ihn zusammensetzenden Zellen einer weiteren Zerteilung. Lehnt man also eine Aufstauung der Zellen im Randwulst ab, so müssen die vorher im Centrum aufgehäuften Zellen in der nun grösseren Fläche, die die untere Keimschicht bei der Gesamtausdehnung der Keimscheibe einnimmt, Platz finden. Jedenfalls findet die centrifugale Verschiebung der unteren Keimschichten nicht ganz regelmässig statt, sondern einzelne grössere und kleinere Komplexe aus den unteren Schichten bleiben zurück und liegen zerstreut in der subgerminalen Höhle.

Es treten also im Verlauf der intraabdominellen Entwickelung des Hühnereies unter dem Centrum des Komplexes der Furchungskugeln zweimal Spaltbildungen auf. Die erste Spalte erscheint nach Ausbildung der ersten centralen Furchungspolygone unter diesen. Im weiteren Verlaufe der Abfurchung bleibt sie anfänglich erhalten, ist aber niemals sehr ausgedehnt; sie setzt sich in unregelmässige Intercellularlücken zwischen den locker gelagerten unteren Furchungszellen fort.

Mit der weiteren Zerteilung der Zellen im Centrum der Keimscheibe und wohl auch durch Zufügung neu abgefurchter Zellen von unten her verschwindet diese primäre Höhle bis auf eine lineäre Spalte zwischen dem Furchungshöhlenkomplex und dem Dotter, die sich nur hie und da zwischen zwei Zellen nach oben hin etwas erweitert (Stadium III).

Es ist klar, dass wir in dieser ersten Höhle unserer Stadien I und II die Furchungshöhle des Hühnereies erblicken müssen. Wir können dazu die weiteren Intercellularlücken zwischen den unteren Furchungszellen nehmen, in die sie sich fortsetzt. Im darauf folgenden Stadium III A müsste man dann, wie Will (10) vom Gecko meint, sagen, dass die Furchungshöhle des Hühnereies fast ganz von Zellen ausgefüllt wird. Schliesslich, in unserem Stadium III B ist die Furchungshöhle bis auf schwache Andeutungen verschwunden.

In diesem Stadium befindet sich nach dem Rauber'schen Bilde (5; Tafel I, Fig. 5) das frisch gelegte Ei des Kanarienvogels.

Im Zusammenhange mit der nun einsetzenden Flächenvergrösserung des Blastoderms tritt unter demselben eine neue Höhlenbildung auf, von der wir annehmen mussten, dass sie wesentlich durch Verschiebung der unteren Zellschichten von der Mitte nach der Peripherie hin zustande kommt.

In derselben Zeit differenziert sich die oberste Zellschicht des Blastoderms zum Ektoderm. Dieser Vorgang findet nach Rauber beim Kanarienvogel erst nach dem Legen statt. Fig. 6 seiner Tafel I (aus den ersten Brütstunden) illustriert vortrefflich den Beginn der Erscheinung, Fig. 7 (nach zehnstündiger Bebrütung) ein weiteres Stadium, während Fig. 8 (nach 24stündiger Bebrütung) das Ende des Prozesses darstellt[1]).

Bei der Ente sind die Verhältnisse nach Rauber wie beim Huhn, denn die zweite Höhlenbildung unter dem Keim beginnt im Eileiter (Raubers Fig. 1[2]) und ist im gelegten Entenei ziemlich vollendet.

Wie haben wir diese zweite spätere Höhlenbildung unter dem Blastoderm zu benennen, und wie stellt sich ihr Verhältnis zu dem Spalt, den wir als eine rudimentäre Furchungshöhle aufgefasst haben?

Es ist bekannt, dass diese zweite Höhle zur Höhle des Darmes und des Dottersackes wird. Wir wollen mit Duval den nichts präsumierenden Namen der „subgerminalen Höhle“ für sie wählen. Dieselbe entsteht an derselben Stelle, an der kurz vorher die Furchungshöhle verschwunden war, wo sich sogar

[1]) Wir sehen dabei von der Rauber'schen Anschauung über die Furchungshöhle ab.

[2]) Dieses von Hertwig (9) in den früheren Auflagen seines Lehrbuches reproduzierte Bild wird daselbst irrtümlich als Hühnerkeim bezeichnet.

mitunter noch Spuren derselben vorfanden. Der Topographie nach stünde also nichts der Annahme entgegen, die subgerminale Höhle als wieder eröffnete Furchungshöhle aufzufassen. Dabei darf aber nicht ausser Acht gelassen werden, dass die Prozesse, die zur Entstehung beider Höhlen führen, durchaus verschieden sind. Es wird jedenfalls erst durch genauere Untersuchungen bei den Reptilien entschieden werden müssen, ob beide als identisch zu betrachten sind oder nicht.

Diese Darstellung von der Furchung und Bildung der Höhlen im Hühnerkeim bringt eigentlich durchaus nichts Neues und ist nur eine Bestätigung der Schilderung der Prozesse, wie sie schon von Oellacher (1), Kölliker (3) und Rauber (5) gegeben ist. Diese unsere Darstellung steht aber in vollem Widerspruch zu einer Reihe von Angaben von Duval.

Die „Cavité de segmentation" fand ich zwar beim ersten Entstehen, so wie sie Duval (6) beschreibt und in Fig. 2 u. 4 der Tafel I (6) zeichnet, als eine lineäre, horizontale Spalte unter der ersten (später obersten) abgefurchten Lage von Furchungselementen. Ich kann aber nicht zugeben, dass sie sich als Spalte zwischen der obersten Lage Furchungszellen und den darunterliegenden inzwischen abgefurchten tieferen Zellschichten erhält, wie in Duval's Fig. 7 (6) oder gar wie in der oben besprochenen Fig. 31, Tafel III des Atlas (7), sondern die Furchungshöhle bildet in etwas ältern Furchungsstadien (II A. meiner Einteilung) einen unregelmässig begrenzten Hohlraum, der immer zwischen den jeweilig abgefurchten Zellkomplex des Keimes und der Unterlage gelegen ist und nur bei jüngeren Exemplaren des betreffenden Stadiums (Stadium II A. Fig. 1) bis zur obersten Zelllage hinaufreicht, bei älteren (Stadium II B. — Fig. 3 u. 4) nicht mehr. Diese unsere Furchungshöhle ist wahrscheinlich in ihren letzten Spuren noch in Duval's Fig. 10 (6) zu sehen, nur dass sie hier — wahrscheinlich durch eine artifizielle Abhebung des abgefurchten Keimes vom Dotter —

fälschlich unter dem vorderen und hinteren Rande der Keimscheibe nach aussen mündet.

Im folgenden Stadium (III meiner Einteilung) wird die Furchungshöhle so von Zellmassen verlagert, dass als Rest derselben nur eine lineäre Spalte zwischen den untersten Zellen des Keimes und dem Dotter übrig bleibt.

Auch den von Duval beschriebenen Umschlag der obersten Zellreihe nach unten, der nach Duval am hinteren Ende der Keimscheibe beginnt und von da sich um den Rand der Keimscheibe herum nach vorn fortsetzen soll, kann ich nicht bestätigen; ebensowenig, dass sich zwischen diesem Umschlag und dem (kernhaltigen) Randdotter eine Spalte (Gastrulamund) unter den Keim erstreckt, die mit der subgerminalen Höhle (Gastrulahöhle) zusammenhängt. — Ich fand den Rand des Dotters in allen Stadien dem Dotter eng anliegen und mit demselben fest verbunden, so dass ich jede Trennung an dieser Stelle, wie unten noch näher auszuführen, als artifiziell betrachten muss.

Es ist allerdings, wie Duval richtig hervorhebt, schon beim Beginn der Furchung ein deutlicher Unterschied zwischen dem vorderen und hinteren Ende der Keimscheibe vorhanden:

Die Furchung beginnt hinter der Mitte und schreitet hinten schneller fort als vorn, so dass in gewissen Stadien im hinteren Teile schon kleinere und mehr Zellen liegen als vorn. Desgleichen tritt hinten die Furchungshöhle eher auf als vorn und erreicht auch hinten eine grössere Ausdehnung sowohl nach oben wie nach der Peripherie zu. In den späteren Stadien ist der Unterschied zwischen dem Vorder- und Hinterende noch deutlicher. Wie schon oben hervorgehoben, unterscheidet sich, abgesehen von seiner charakteristischen Form — es ist dicker und kürzer —, das hintere Ende von dem vorderen meist deutlich durch eine scharfe Abgrenzung seinerseits gegen den darunter liegenden Dotter. Jedoch liegt das Hinterende stets dem Dotter

fest auf und lässt keinen Spaltraum, wie ihn Duval beschreibt, zwischen sich und dem Dotter. Niemals ist auch etwas von einem Umschlag der oberen Zellreihe nach unten zu sehen. Noch viel weniger ist die Möglichkeit einer Spalte unter dem Vorderende der Keimscheibe gegeben, das, wie schon erwähnt, sich nur undeutlich gegen den Dotter abgrenzt und fast allmählich in den hier an Dotterkernen reichen, weissen Dotter übergeht.

Was ist nun aber die „Cavité de segmentation“ in der von Duval beschriebenen Form in den späteren Furchungsstadien? — Vielleicht hängt ihre Entstehung mit der von Duval angewandten Präparationsmethode zusammen. Duval hat, wie ich schon oben hervorhob, seine Eier einer doppelten Härtung unterzogen; einmal einer kurzdauernden, oberflächlichen, welche nur die Keimscheibe und deren unmittelbare Umgebung betraf, mit Osmiumsäure und Alkohol absolutus, und dann einer längeren, welche den gesamten Dotter härtete, in Chromsäure resp. absolutem Alkohol. Nun wäre es möglich, dass durch die erste kurze Einwirkung des Fixierungsmittels die Oberfläche, also die oberste Zellschicht der Keimscheibe gehärtet worden wäre und dass dann, als der gesamte Dotter in die — zum Teil sogar anders beschaffene — Härtungsflüssigkeit gebracht wurde, infolge osmotischer Vorgänge die bereits gehärtete, oberste Zellschicht sich von der übrigen Keimscheibe abhob. Duval erwähnt auch selbst die Möglichkeit eines derartigen Vorganges in der Einleitung zu seiner Arbeit (6) anlässlich der Besprechung der Fig. 14 in Köllikers Embryologie (4).

In ähnlicher Weise ist es auch möglich, dass Duval bei seinen Präparaten eine Schrumpfung und künstliche Abhebung der gesamten Keimscheibe von dem darunter liegenden Dotter erhalten hat, wodurch eine scheinbare Absetzung der Keimscheibe und einen Umschlag der oberflächlichen Zellenlagen in die unteren am Rande der Keimscheibe vorgetäuscht wurde.

Wir können jedenfalls nur sagen, dass eine Urmundlippenbildung durch Umschlag der oberen Zellschicht am Rande der Keimscheibe in die untere, wie sie Duval beschrieben hat, in der Natur nicht vorkommt; ebenso wenig mündet die subgerminale Höhle jemals unter dem Rande der Keimscheibe an der Oberfläche aus. Sie kann demnach durchaus nicht als Gastrulahöhle aufgefasst werden. Vor dem Legen, während des Furchungsstadiums, sind am Hüherei keinerlei Vorgänge wahrzunehmen, die man als Gastrulationserscheinung auffassen könnte. Wie wir in den einleitenden Betrachtungen durch den Vergleich mit den entsprechenden Vorgängen am Reptilienei ausgeführt haben, kann erst die Bildung des Primitivstreifens, resp. der Primitivrinne als Gastrulationsvorgang gedeutet werden.

Zum Schlusse möchte ich noch ein paar Worte über zwei während des Furchungsprozesses im Dotter auftretende Elemente hinzufügen. Es sind dies die Dotterkerne und die Vakuolen.

1. Erstere kann man in allen Stadien, besonders aber in den späteren, im Dotterwall als isolierte Kerne beobachten. Dieselben liegen unter dem Randteile der Keimscheibe in Form eines „Kernkranzes", der im vorderen Teile am dichtesten ist.

2. Duval beschreibt in allen von ihm geschilderten Keimscheiben im Dotter zahlreiche Vakuolen. Uns war es nur ein einziges Mal — abgesehen von den allerjüngsten Stadien vor Beginn einer Furchung — möglich, bei einer anscheinend normal entwickelten Keimscheibe, in dem darunter liegenden Dotter Vakuolen zu bemerken. Es war dies das oben beschriebene Truthuhnei. Jedoch liess gerade dieses Ei, wie oben hervorgehoben, den Verdacht zu, dass es unbefruchtet sei. Auch

Kölliker (4) und ebenso Oellacher (8) geben an, dass sie die von ihnen untersuchten, unbefruchteten Eier fast stets stark vakuolisiert gefunden haben. Im weiteren stellt Oellacher die Vermutung auf, dass der unter dem Rande der Keimscheibe gelagerte „Vakuolenkranz“ aus schon durchgefurchten Partieen der Keimscheibe hervorgegangen sei, dass man also das Auftreten von Vakuolen unter der Keimscheibe als eine Absterbeerscheinung betrachten müsse. Dieser Anschauung möchte auch ich mich nach meinen Beobachtungen anschliessen; jedoch ist es mir nicht möglich, ein sicheres Urteil darüber abzugeben.

Litteraturübersicht.

1. Oellacher, Untersuchung über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei. — Studien a. d. Instit. f. experiment. Pathologie in Wien a. d. Jahre 1869 v. Stricker. — Wien 1870.

2. Götte, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei. — Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. X. 1874.

3. Kölliker, Zur Entwickelung der Keimblätter im Hühnerei. — Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. N. F. VIII. Bd. — Würzburg 1875.

4. — Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. — Leipzig 1879.

5. Rauber, Über die Stellung des Hühnchens im Entwickelungsplan. — Leipzig 1876.

6. Duval, De la Formation de Blastoderme dans l'Oeuf d'Oiseau. — Ann. des Scienc. natur. Zoologie. Tome XVIII; 1884.

7. — Atlas d'Embryologie. — Paris 1889.

8. Oellacher, Die Veränderung des unbefruchteten Keimes des Hühnereies im Eileiter und bei Bebrütungsversuchen. — Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXII. — Leipzig 1872.

9. Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. — Jena 1888 resp. 1890.

10. Will, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. 1. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko. — Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontogenie d. Tiere. Bd. VI, H. 1.

Figurenerklärung.

Alle neun Bilder stellen mediane, oder nahezu mediane Longitudinalschnitte durch ungelegte Hühnerkeimscheiben bei 40facher Vergrösserung dar. Überall ist das vordere Ende der Keimscheibe mit *v*, das hintere mit *h* bezeichnet.

FH = Furchungshöhle.
sg. H. = subgerminale Höhle.
Kw = Randwulst.

Fig. 1 u. 2. Keimscheibe eines ungelegten Hühnereies mit schwach verkalkter Schale. Härtung: Heisses Wasser mit Nachhärtung in Alkohol. — Färbung: Boraxkarmin mit Orange G. — Schnittdicke: 20 μ.

Fig. 2 ist der Medianschnitt, Fig. 1 liegt um 7 Schnitte seitlich von diesem.

Keimscheibe etwa wie Nr. 4, Fig. 15 in Kölliker's Entwickelungsgeschichte p. 68 (nach Coste). — Stadium II A meiner Einteilung.

Fig. 3 u. 4. Schale und Behandlung wie oben. Färbung: Weigertsches Pikrokarmin. — Schnittdicke: 15 μ.

Fig. 4 ist der Medianschnitt; Fig. 3 liegt um 8 Schnitte weiter seitlich.

Die Keimscheibe ist etwas älter, wie die von Fig. 1 u. 2, gehört aber noch in dasselbe Stadium. — Stadium II B.

Fig. 5. Keimscheibe eines ungelegten Hühnereies mit schwach verkalkter Schale. — Behandlung und Färbung wie bei Fig. 3 und 4. — Schnittdicke: 20 μ. — Mittlerer Schnitt.

Keimscheibe etwa wie Nr. 5 Fig. 15 in Kölliker's Entwickelungsgeschichte p. 68 (nach Coste). — Stadium III A.

Fig. 6. Keimscheibe eines ungelegten Hühnereies mit schwach verkalkter, noch leicht eindrückbarer Schale; gehärtet in heissem Wasser, nachgehärtet in Alkohol. — Färbung: Pikrokarmin nach Bizzozero. — Schnittdicke: 20 μ. — Medianschnitt.

Keimscheibe etwa wie Nr. 6 (nach Coste) Fig. 15 p. 68 der Köllikerschen Entwickelungsgeschichte. — Stadium III B.

Fig. 7. Keimscheibe eines ungelegten Eies vom Truthuhn; das Ei hatte eine völlig verkalkte, harte Schale. — Heisses Wasser, Alkohol. — Färbung: Pikrokarmin nach Weigert. — Schnittdicke: 20 μ. — Medianschnitt. — Stadium IV A.

Fig. 8. Ungelegtes Hühnerei mit völlig verkalkter Schale. Behandlung und Färbung wie bei Fig. 7. — Schnittdicke: 20 μ. — Medianschnitt. — Stadium IV B.

Fig. 9. Ungelegtes Hühnerei mit völlig verkalkter, ganz harter Schale. — Heisses Wasser, Alkohol. — Färbung: Boraxkarmin mit Orange G. — Schnittdicke: 20 μ. — Mittlerer Längsschnitt. — Stadium IV C.

DIE
CORTISCHE MEMBRAN.

EIN BEITRAG ZUR ANATOMIE DES INNERN OHRS.

VON

DR. AUGUST DUPUIS,
AUS KREUZNACH.

Aus der Marburger Poliklinik für Nasen-, Hals- und Ohrenkrankheiten.

Mit 2 Figuren im Text und 19 Figuren auf Lichtdrucktafel XXI/XXII.

Die Cortische Membran (Kölliker) oder die Membrana tectoria (Claudius) ist ein Gebilde des Ductus cochlearis der Gehörschnecke, welches von allen Beobachtern des innern Ohrs gesehen, aber von den meisten etwas stiefmütterlich behandelt worden ist. Es ist letzteres umsomehr zu verwundern, da die Cortische Membran den am leichtesten zu isolierenden Teil des Cortischen Organs darstellt.

Die Untersuchungen, welche ich auf Anregung des Herrn Prof. Barth über die Membran angestellt habe, bezogen sich im wesentlichen auf den anatomischen Aufbau und die feinen mikroskopischen Verhältnisse, die ich an der isolirten Membran studierte; durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Barth war ich in der Lage, die dabei gemachten Befunde mit einer Reihe von Schnittpräparaten vergleichen zu können, wodurch ich mir auch über die Lagerungsverhältnisse ein Urteil bilden konnte.

Was das Präparationsverfahren anbetrifft, so habe ich mich zum grössten Teil der Überosmiumsäure in $^1/_4$—$^1/_2$% Lösung bedient, ohne jedoch andere Fixationsmethoden auszuschliessen. Als Färbemittel habe ich neben Anilinfarbstoffen vorzüglich das Hämatoxylin angewandt.

Um dem Vorwurf der Subjektivität und eines allzu grossen Schematisirens des komplizierten Aufbaues der Membran zu entgehen, habe ich mich entschlossen, die zur Abhandlung nötigen Figuren durch die Photographie herzustellen; benutzt wurden

hierzu die Objektive von Zeiss, System C und Apochromat 4,0 (Apert. 0,95), das Projektionsokular 2 und eine Camera von 450 mm Länge.

Mit der embryologischen Frage habe ich mich nicht befasst; ich will nur kurz hervorheben, dass die Cortische Membran nach Kölliker als eine Cuticularausscheidung gedeutet wird. Wie weit die Einwendungen Böttchers dagegen berechtigt sind, der sie von dem Härchensaum der Deckzellen entstehen lässt, vermag ich nicht zu sagen.

Die Cortische Membran erstreckt sich als ein spiral verlaufendes Band innerhalb des Ductus cochlearis von der Basis bis zur Spitze der Schnecke; während ihres Verlaufes nimmt sie, wie allgemein anerkannt ist, dabei ziemlich an Breite zu, wobei sich ihre einzelnen Teile etwas verschieden verhalten. Im allgemeinen werden an der Membran drei Teile unterschieden, die ein charakteristisches Aussehen zeigen und die sehr zweckmässig schon von den ersten Beobachtern der Membran als „Zonen“ bezeichnet wurden. Einige Autoren haben mehr Zonen angenommen, wie Corti und Hensen, andere wie Retzius und Schwalbe weniger. Der Grund einer solchen Verschiedenheit der Einteilung ist darin zu suchen, dass einmal die dritte Zone sehr oft nicht vorhanden ist, oder auch, falls sie da ist, nicht als solche erkannt wurde; ferner findet sich in der mittleren Zone ziemlich konstant eine Anzahl von Linien vor, die die Versuchung nahe legen, die Membran in mehr wie drei Teile zu zerlegen.

Die drei Zonen werden am besten, wie das schon alle Beobachter gethan haben, von dem Modiolus nach der Schneckenwand als eine innere, mittlere und äussere unterschieden.

Die innere Zone ist im wesentlichen durch ihre geringe Dicke und durch eine feine Streifung charakterisiert; auf Quer-



Fig. 1.


Fig. 2.



Fig. 3.


Fig. 4.


Fig. 5.



Fig. 6.


Fig. 7.



Fig. 8.


Fig. 9.

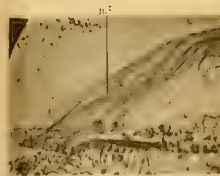


Fig. 10.



Fig. 11.


Fig. 12.

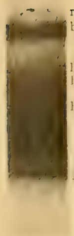


Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



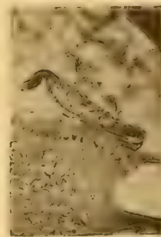
Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 18.


Fig. 19.

Lichtdruck von Kuhl & Co., Frankfurt a. M. Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

schnitten erscheint sie noch in der Mitte des Labium vestibulare als eine feine Linie, deren Beginn an der Reissnerschen Haut sich nur schwer erkennen lässt. Nach dem äussern Ende des Labium gewinnt die Zone anfangs nur allmählich an Dicke, erst im letzten äussern Viertel ist eine erhebliche und schnelle Zunahme zu konstatieren. Diese Stelle bezeichnet gleichzeitig den Übergang in die zweite Zone. In Zupfpräparaten und in Schnitten, wo man sie von der Fläche aus auf der Crista liegend sieht, ist die erste Zone in ungefärbtem Zustande nur mit Mühe wahrzunehmen; meistens erscheint sie wie ein dünner, durchsichtiger Schleier. Auf ihrer untern Fläche befinden sich eigentümliche, netzartige Zeichnungen.

Im Gegensatz zur ersten Zone zeichnet sich die zweite durch ihre beträchtliche Dicke und durch eine stark ausgesprochene Streifung aus. Diese Dicke ist bei der Katze so erheblich, dass in manchen Fällen die zweite Zone ganz undurchsichtig ist, so dass Zeichnungen, die sich auf Ober- und Unterfläche derselben vorfinden, oft vollständig unsichtbar sind. Im Gegensatz zur ersten Zone wird sie von allen Beobachtern als frei in den Schneckenkanal ragend beschrieben. Hierbei schwebt sie über dem Cortischen Organ. Wie schon erwähnt, finden sich auf ihren beiden Flächen verschiedene Zeichnungen, die mannigfache Erklärungen gefunden haben.

An dem Breiterwerden der ganzen Membran hat hauptsächlich die zweite Zone den grössten Anteil, die erste Zone beteiligt sich so gut wie gar nicht daran.

Die dritte Zone schliesslich ist ein sehr dünnes und sehr zerreissliches Netzwerk, das in Zupfpräparaten in vielen Fällen ganz fehlt oder nur in Fragmenten vorhanden ist. Oft ist sie auch umgeschlagen und liegt dann der zweiten Zone auf.

Die beiden innern Zonen zeigen, wie schon erwähnt, eine Streifung. Über diese sagt Böttcher, dass sie in frischem Zustande immer sehr deutlich sei; nach der Anwendung von

Salzsäure kann die Membran ein ganz glasiges Aussehen bekommen, wobei die Streifung verschwinden kann; doch fügt Böttcher hinzu, dass sich ein derartiger Befund nur bei zu lange in Salzsäure macerierten Schnecken ergebe. Middendorp nimmt an, dass im Alter ein Schwund der Fasern eintritt; doch zeigt sich bei frischen Präparaten nach Böttcher ein ganz anderes Verhalten. Es kommt daher, wie man sieht, sehr auf die Behandlungsweise der Präparate an; jedenfalls spricht der Umstand, dass die Fasern gelegentlich bei Präparationsmethoden schwinden können, nicht gegen ihre Existenz; man muss sie vielmehr als einen integrirenden Bestandteil der Membran ansehen, so dass man aus der Art der Streifung dieses Gebilde als Cortische Membran erkennen kann.

Die Richtung der Streifen bezeichnen die einzelnen Autoren als keine direkt radiäre, sondern als eine von unten innen nach aussen oben verlaufende und mit dem Radius einen spitzen Winkel bildende. Unten ist bei dieser Bezeichnung die Basis der Schnecke, oben die Spitze. Doch ist die Richtung in den einzelnen Abschnitten der Membran nach Barth nicht dieselbe, vielmehr lassen sich gewisse Abweichungen konstatieren. An dem innern Rande der Cortischen Membran scheinen diese Streifen den Modiolus parallel zu umkreisen. Geht man weiter nach aussen, so nehmen sie allmählich die Richtung von Tangenten an, um noch weiter nach aussen, kurz vor dem Übergang in die sich anschliessende mittlere Zone noch eine weitere schwache Biegung nach aussen zu machen. In dieser Richtung verlaufen sie eine Strecke lang, mit dem Radius einen spitzen Winkel bildend, um dann in der Nähe des äussern Randes abermals etwas nach aussen umzubiegen, so dass sie sich wieder mehr einem tangentialen Verlaufe nähern. Es kommt auf diese Weise eine S-förmige Krümmung der ganzen Streifung zu stande, wie das in Fig. 1 sehr deutlich zu sehen ist.

Ich gehe jetzt dazu über, die feinen mikroskopischen Ver-

hältnisse der einzelnen Zonen und dann ihre Beziehungen zu den einzelnen Teilen des Ductus cochlearis näher zu betrachten.

Innere Zone.

Der innere Rand sieht bei den meisten Zupfpräparaten unregelmässig zackig, wie abgerissen aus; doch ist es mir mehrmals, besonders bei mit Überosmiumsäure behandelten Präparaten gelungen, ihn als glatte Linie zu erhalten (vgl. Fig. 4 vom Kaninchen), ähnlich wie es Hensen in seiner Zeichnung der Membran angibt; auch Barth und Retzius zeichnen ein derartiges Verhalten. In solchen Fällen schien dann dieser Rand etwas verdickt zu sein, indem die Färbung hier einen gesättigteren Ton annahm. Da man an die Möglichkeit denken konnte, es handele sich hier bloss um ein Umgeschlagensein des innern Randes, so untersuchte ich eine Anzahl Querschnitte daraufhin und fand in der That, dass man bei einzelnen Membranen eine derartige Verdickung des innern Randes erkennen konnte, die man an der Abgangsstelle der Membrana Reissneri nicht wohl als ein Umschlagen deuten darf.

In Flächenpräparaten der Cortischen Membran eines 23jährigen Mannes fand ich den innern Rand nicht mit einer einfachen Verdickung, sondern mit einem ziemlich breiten, homogenen Band abgeschlossen, das sich an den Enden der Membran von dieser losgelöst hatte, in der Mitte aber noch mit ihr zusammenhing. An der Färbung erkannte man, dass es bedeutend dicker, wie die innere Zone selbst war.

Die bereits oben erwähnte Streifung ist auch in der innern Zone vorhanden; doch ist sie lange nicht so deutlich wie in der mittlern, so dass sie von manchen Beobachtern übersehen worden ist. So bezeichnet Henle die innere Zone als struktur los, zeichnet aber die äussere Hälfte derselben doch streifig, Gottstein als dünn und strukturlos, Böttcher findet den innern Teil hyalin, nur Hensen und Retzius lassen die Streifung bis an den

innern Rand der Cortischen Membran herantreten. In der That scheint in manchen, besonders ungefärbten Präparaten ein Verhalten, wie es Henle, Böttcher und Gottstein angeben, zu bestehen; doch kann man bei näherer Betrachtung, noch besser aber, wenn man die Membranen färbt, eine Fortsetzung der Streifung auf die ganze innere Zone beobachten. Es bestehen jedoch in betreff dieses Punktes bei den einzelnen Tierspecies gewisse Unterschiede. Ein Heranreichen der parallelen Streifung bis an den innern Rand, wie es Hensen angibt, habe ich eigentlich nur für den Menschen konstatieren können.

Bei Kaninchen, Katzen und Hunden verschwindet die Parallelstreifung sehr bald schon im Beginn der innern Hälfte der innern Zone; die sehr schematisierten Zeichnungen von Retzius vom Kaninchen und der Katze entsprechen durchaus nicht den thatsächlichen Verhältnissen. Vielmehr löst sich die Streifung (vgl. Fig. 4 und Fig. 12) sehr bald in ein scheinbar unregelmässiges Gewirr von Linien auf, so dass die Parthie wie zerkratzt aussieht. Diese Zeichnung scheint sich bis zum innern Rand fortzusetzen, doch ist sie hier sehr wenig ausgesprochen. Bei näherer Betrachtung erweisst sich das Gewirr als ein feines, unregelmässiges Netzwerk, dessen Bälkchen von verschiedener Dicke und Länge und dessen Maschenräume von sehr wechselnder Ausdehnung sind. Eine Anzahl von dicken Fasern verläuft ziemlich gerade durch dasselbe und in der Richtung der parallelen Fasern der äussern Hälfte der innern Zone; weiterhin erkennt man einen Zusammenhang der dicken Fasern des Netzwerks mit jenen parallelen, so dass das ganze Netzwerk als eine Fortsetzung jener Fasern zu betrachten ist. In den einzelnen Abschnitten der Cortischen Membran finden sich hinsichtlich des Aussehens verschiedene Unterschiede. In der ersten Windung sind nämlich die dicken Fasern viel kräftiger und breiter, als weiter oben nach der Spitze zu. Ferner sind auch die Maschenräume etwas grösser. Eine weitere Eigentümlichkeit

dieses Teils besteht bei Kaninchen und Katzen darin, dass sich eine parallel zur Trennungslinie zwischen erster und zweiter Zone, verlaufende dickere, hie und da leicht ausgebogene Faser findet. Bei Katzen habe ich diese etwa in der Mitte der ersten Zone, bei Kaninchen etwas mehr nach aussen vorgefunden. Nach der Spitze der Schnecke zu verliert sie sich allmählich; in der ersten Windung ist sie dagegen sehr ausgesprochen; sie stellt keineswegs eine glatte Linie vor, die ohne jede Verbindung das Netzwerk durchzieht; vielmehr gehen von ihr zahlreiche teils dickere, teils dünnere Fasern ab, die sich im Netzwerk verlieren. Sie scheint demnach nicht auf, sondern im Netzwerk selbst zu liegen und eine Verstärkung desselben zu bilden.

Beim Kaninchen treten gegen den innern Rand der Membran hin zahlreiche, kleine Löcher auf; da an dieser Stelle das Netzwerk wie oben erwähnt sehr undeutlich wird, so ist es zweifelhaft, ob dieselben zum Netzwerk gehören und etwa nur die leeren Maschenräume vorstellen.

Die innere Zone von Fig. 3 bietet noch eine zweite Eigentümlichkeit in der Streifung. In der Gegend des Übergangs in die mittlere Zone sieht man ein ziemlich grossmaschiges Netzwerk, dass sich bis in die Mitte der innern Zone erstreckt. Es stellt die direkte Fortsetzung des der zweiten Zone aufliegenden Löwenbergschen Fasernetzes vor; als solches hat es nichts mit der ersten Zone zu thun; es liegt nicht in der Membran, sondern darauf, wie ich mich durch Drehen der Mikrometerschraube überzeugt habe. Ich werde später noch einmal auf diesen Befund zurückkommen.

Ganz anders sieht die Streifung der innern Zone beim Menschen aus. Hier reicht sie zweifellos bis an den innern Rand, ohne irgendwie von der parallelen Richtung abzuweichen. Eine Ausnahme davon scheint Fig. 1 zu bilden, doch ist das nur eine scheinbare. Es setzt sich in dieser Figur über den hier nicht sichtbaren Rand ein eigentümliches gleich zu beschreibendes Netzwerk fort. Bei der Betrachtung dieses Prä-

parates unter dem Mikroskop konnte man dagegen den allerdings sehr feinen Rand der Membran einstellen, bis zu dem die Streifung reichte.

Zu sehen ist die Streifung beim Menschen an Flächenpräparaten wie an Querschnitten; in letzteren sieht die innere Zone, wenn der Schnitt die Membran nicht senkrecht, sondern unter einem Winkel getroffen hat, wie eine Bürste aus.

Über die Richtung der Streifung habe ich mich bereits oben ausgesprochen.

Die die Streifung bedingenden Linien laufen beim Menschen stets parallel, nirgendswo besteht eine Kreuzung mit andern Schichten, auch unter sich zeigen die Linien keinerlei Verbindung, etwa durch sich abzweigende Fasern. Eine Auflösung der innern Zone in die einzelnen Fasern ist sehr schwierig; es gelingt kaum, meistens reissen bei solchen Zupfversuchen ganze Stücke aus der Zone heraus, so dass man denken könnte, die Streifung liege in der Membran selbst und sei nicht durch Fibrillen bedingt. Indessen kann man, wie Barth fand, an solchen gezerzupften Präparaten, besonders an Stellen, wo sich Risse gebildet haben, sehen, dass innerhalb des Risses einzelne Fasern von einem Rande zum andern herüberziehen. Ausserdem pflegen auch Einrisse in der Regel in der Richtung der Streifung aufzutreten, oder falls sie vorher eine andere Richtung hatten, in dieselbe wieder einzubiegen. Auf Grund dieser Beobachtung ist man, glaube ich, berechtigt, anzunehmen, dass die Streifung der innern Zone beim Menschen durch Fibrillen bedingt ist.

Ein analoges Verhalten besteht bei dem Netzwerk der innern Zone des Kaninchens und der Katze, das offenbar auch von Fibrillen gebildet wird. Einrisse finden sich längs der dicken Fasern, die ja dem Netzwerk jene obenerwähnte Richtung vorschreiben.

Über die Frage, betreffend das Vorhandensein einer Kittsubstanz zwischen den Fibrillen der innern Zone finde ich in

der Litteratur keinerlei Angaben. Und doch ist eine solche auch offenbar in der innern Zone vorhanden. So fand ich in einigen Querschnitten, deren Schnittrichtung die Membran unter einem spitzen Winkel getroffen hatte, folgendes: Die Fibrillen waren intensiv blau gefärbt (mit Hämatoxylin), zwischen ihnen befand sich eine weit weniger gefärbte Substanz, die ein ganz homogenes Aussehen hatte. Im Verhältnis zu den dünnen Fibrillen war sie bei weitem mächtiger, so dass die Annahme gerechtfertigt erscheint, die innere Zone besteht aus einer homogenen Masse — der Name „Kittsubstanz" ist in diesem Falle nicht mehr am Platze —, in die jene Fibrillen eingelagert sind.

Ausser der Streifung zeigt diese Zone noch eine weitere Eigentümlichkeit, über die die Ansichten der Autoren ziemlich auseinander gehen. Henle und Löwenberg lassen die innere Zone oft von grösseren oder kleineren Lücken durchbrochen sein, die zur Aufnahme der Warzen des Labium vestibulare dienen sollen. Derartige Präparate habe ich verschiedentlich gesehen. Böttcher und Kölliker sprechen von Figuren auf der innern Zone, die sie als Abdrücke der Zellenendflächen der Habenula sulcata betrachten. Doch habe ich Zeichnungen, wie sie Böttcher für embryonale Verhältnisse, wo er ein polygonales Maschenwerk in Fig. 38 auf Taf. X angibt, noch nicht gefunden, ebenso wenig auch Präparate, in denen diese in der Form von radialen Streifen erschienen wären, entsprechend den Zähnen der Habenula, wie Fig. 37 der Taf. IX. Bei Embryonen habe ich vielmehr der innern Zone Epithelien anhaften sehen; da wo keine Epithelien waren, zeigte sich die einfache Streifung der Membran ohne netzartige Figuren. Retzius spricht von polygonalen Zeichnungen auf der innern Fläche, die nach ihm durch die abgehobenen obersten Platten des interdentalen Limbusepithels hervorgerufen sind. Als solche gehören sie demnach nicht der Membran an. In den Abbildungen zeichnet Retzius mehrere Maschen eines polygonalen Netz-

werks mit sehr dünnen Fäden, das beim Menschen, beim Kaninchen und bei der Katze gleich aussieht, was indessen nicht mit dem wirklichen Verhalten übereinstimmt. Andere Autoren kennen diese Zeichnungen nicht, wie z. B. Gottstein. Hensen spricht von „netzförmigen Auflagerungen", die er über den innern Rand hervorragend zeichnet. Ein derartiges Überragen zeigt Fig. 1, wo die Streifung der innern Zone im zweiten innern Drittel aufhört; ferner Fig. 12 in sehr schöner Weise; hier stehen diese Gebilde weit über den etwas umgeschlagenen, abgerissenen Rand der innern Zone hinaus.

Was zunächst das Aussehen der Figuren betrifft, so sind dieselben ganz und gar nicht bei den einzelnen Säugetieren gleich beschaffen.

Beim Menschen (vergl. Fig. 1) stellen sie ein äusserst unregelmässiges Maschenwerk dar, dessen Balken bald breit, bald schmal, bald dick, bald dünn sind, und dessen Maschen die allerverschiedensten Breiten- und Längendimensionen aufweisen. Wo sich Verdünnungen befinden, lassen sie die Streifung der Membran oft durchscheinen. Durch die Lücken zieht in Fig. 1 die Streifung ohne Unterbrechung hin, doch gibt es auch hiervon Ausnahmen; in einzelnen Präparaten findet man hier wirkliche Löcher (wie ich es bei der Cortischen Membran eines 62jährigen Mannes gesehen habe), in andern Fällen hat Barth hier nur strukturlose Verdünnungen der Membran wahrgenommen, die erst bei ziemlich intensiver Färbung als solche sichtbar wurden. Was die äussere Grenze des Netzwerks anbetrifft, so schliesst es in Fig. 1 erst mit der feinen Grenzlinie der innern Zone ab; in der Nähe dieser Linie ist auch das Netzwerk derartig verändert, dass die kleineren Maschenräume und die breiteren Balken vorherrschen (auf Fig. 1 nicht sichtbar). In einigen Präparaten, in denen das Netzwerk in grösserer Ausdehnung vorhanden war, fanden sich von der Trennungslinie zwischen erster und zweiter Zone nach innen gehend starke

leistenartige Verdickungen des Netzwerks. Diese waren von erheblicherer Breite als die übrigen Balken des Netzes, ausserdem färbten sie sich intensiver. Auch lagen sie nicht in einer Ebene mit dem übrigen Netzwerk, sondern ragten über diese hinaus. Was ihre Länge anbetrifft, so erstreckten sie sich über das äusserste Drittel der ersten Zone. Die Ausdehnung des Maschenwerks ist im allgemeinen eine sehr verschiedene; in Fig. 1 ist es über die ganze innere Zone verbreitet; in andern Präparaten sieht man es dagegen nur in Bruckstücken oder überhaupt gar nicht.

Anders sehen diese Zeichnungen beim Kaninchen aus. In Fig. 5 erkennt man am Rande der innern Zone ein ziemlich regelmässiges, mit meist rundlichen Löchern versehenes Netzwerk, dessen kräftig kontourierte Bälkchen im allgemeinen von ziemlich gleicher Dicke sind. Die Grenzen dieses Netzwerks nach innen und aussen erscheinen wie abgerissen; nach aussen lässt sich hie und da ein einzelner Ring, vollständig ausser Verbindung mit dem Netzwerk erkennen. Betrachtet man die Zone von der andern Seite, indem man den Objektträger umkehrt, so schimmern die Figuren nur undeutlich durch; es gehört also einer Seite der Membran an; gut sieht man das auch da, wo der innere Rand der Zone etwas umgeschlagen ist. Innerhalb der Maschenräume finden sich in höchst unregelmässiger Verteilung kleinere Löcher (in Fig. 5 nur vereinzelt). Ob diese mit dem Netzwerk in Verbindung stehen, ist ungewiss; sie sind auch am Rande von Fig. 4 sichtbar, wo von diesem Netzwerk nur ganz wenig einzelne Ringe hie und da, zu sehen ist. Es hat mehr den Anschein, als ob sie der Membran selbst angehörten und mit jenem oben erwähnten feinern Netzwerk der innern Zone in Verbindung ständen.

In einzelnen Fällen waren die Balken des Netzwerks nicht so dick, sondern schlanker, besonders da, wo es bis an die Trennungslinie zwischen erster und zweiter Zone reichte. Ein

andermal fanden sich die Balken sehr bedeutend verdickt, hier aber ragte das Netzwerk über den innern Rand hinaus. Man könnte aus diesem Verhalten schliessen, dass die Dicke der Balken von innen nach aussen zu abnehme; doch habe ich hierfür noch keine hinreichenden Beweise gefunden, da diese Verschiedenheiten schliesslich auch durch die Präparation bedingt sein können (Quellung, Schrumpfung).

Auch bei der Katze findet sich in der innern Zone ein Netzwerk (vgl. Fig. 12); doch sieht es mehr wie ein Negativ des Kaninchennetzwerks aus: es sind hier die Bälkchen hell, die Zwischenräume dagegen dunkel. Letztere sehen sehr Zellen ähnlich; am besten liessen sie sich mit Riffzellen vergleichen, indem (auf der Photographie nicht getroffen) feine Verbindungslinien, wie Stacheln, durch die hellen Zwischenlinien hinziehen und diese dunklern Partieen somit untereinander verbinden. Doch fehlt jeder Kern; auch in keinem einzigen dieser Gebilde habe ich trotz aufmerksamster Durchmusterung einen Kern wahrnehmen können. Ist die Membran nicht gefärbt, so sind die Zeichnungen kaum sichtbar; sie waren mir auch anfangs in weniger gefärbten Präparaten entgangen; erst in einem intensiv gefärbten Präparate sah ich sie; man kann daraus schliessen, dass sie sehr dünn sind. In Fig. 12 scheinen sie unter dem etwas zurückgeschlagenen Rand der Membran hervorzukommen; durch Hin- und Herbewegen des Deckgläschens gelang es an verschiedenen Stellen, wo ähnliche Bilder sichtbar waren, jenen emporgeschlagenen Rand auf das Netzwerk zurückzuklappen. Die Figuren erschienen dann wie mit einem Schleier bedeckt, der aber nicht bis zum innersten Rand des Netzwerks reichte. Durch weitere Bewegungen konnte man die innere Zone wieder hochklappen; nun war das Netzwerk wieder deutlich sichtbar.

Die Figuren auf der innern Zone der Cortischen Membran der Katze habe ich immer nur in der Gegend des innern Rande der Membran gesehen. Hierzu trägt wohl viel die geringe Dicke

derselben bei, so dass man sie nicht sieht, selbst wenn sie weit auf der innern Zone aufliegen. In einigen Präparaten entdeckte ich jedoch, sich an diese Gebilde anschliessend und gewissermassen ihre Fortsetzung bildend, ein dunkles, polygonales, sehr dünnbalkiges Maschenwerk, ähnlich dem des Kaninchens, das sich bis an die Trennungslinie zwischen erster und zweiter Zone fortsetzte. Wahrscheinlich sind hier jene leeren, die einzelnen „Zellen“ trennenden Spalten durch die angewandte Osmiumsäure sichtbar geworden. Zu entscheiden ist hierbei die Frage, was die Osmiumsäure nun eigentlich gefärbt hat: einen Bestandteil des darunter liegenden Labium oder in die sonst leer erscheinenden Spalten abgesetzte Niederschläge. Ich glaube das erstere annehmen zu dürfen, da jedenfalls dann, wenn die innere Zone dem Labium aufruht, jene Spalten auch nicht leer sein dürften.

In einem Präparat übrigens fand sich ein Maschenwerk mit sehr breiten Balken, das dem Netzwerk des Menschen sehr ähnlich war.

Beim Fuchs haben wir eine wieder etwas andere Zeichnung. Man sieht in Fig. 17 auf der innern Zone ein sehr dünnbalkiges Netzwerk mit verschieden grossen, meist längsovalen Maschen, das von einer im Beginn der zweiten Zone gelegenen, etwas ausgebogenen Linie seinen Ursprung nimmt. Die Maschenräume sind hie und da mit einer feinkörnigen Masse erfüllt, in der aber kein Kern sichtbar ist. Das ganze Gebilde ist äusserst dünn und zart und liegt nur auf einer Seite der Membran. An andern Stellen der innern Zone der Membran fehlt es.

Auch beim Hund finden sich netzförmige Zeichnungen, von denen sich in Fig. 16 Andeutungen finden. Sie sehen im allgemeinen denen des Fuchses sehr ähnlich. In einem Präparat fand ich aber eine Eigentümlichkeit in der Gegend des innern Randes der Membran. Hier waren nämlich die Bälkchen des Maschenwerks nicht schwarz, sondern hell; man hatte den Eindruck, als

ob die Membran an der Stelle streifenartig durchbrochen sei. Die Maschenräume gewannen dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit den oben bei der Katze beschriebenen zellenartigen Gebilden; nur war hier der Zusammenhang mit dem übrigen Netzwerk ohne weiteres klar, indem an einer Seite ein dunkles Bälkchen, an den andern aber sich helle vorfanden u. s. w. Die durchbrochenen Streifen traten bereits in einer Gegend auf, wo die Streifung der innern Zone noch sichtbar war. Die oben erwähnten dicken Fasern verhielten sich gegenüber den hellen Bälkchen etwas verschieden; teilweise zogen sie direkt ohne Unterbrechung über sie hinweg, teilweise wurden sie beim Überschreiten des leeren Raumes dünner, teilweise hörten sie, am Rande angekommen, etwas zugespitzt auf, um sich dann an der andern Seite, mit einer ähnlichen Spitze beginnend, wieder fortzusetzen.

Fassen wir diese verschiedenen Bilder, wie sie sich bei den einzelnen Säugetieren darstellen, zusammen, so haben wir im allgemeinen ein mehr oder weniger verschieden gestaltetes Netzwerk, das sich nur an einer Seite der Membran befindet und gelegentlich den innern Rand der Cortischen Membran überragen kann. Manchmal fehlt es oder ist nur in Rudimenten vorhanden.

Als was haben wir nun diese Zeichnungen aufzufassen?

Eine Anzahl der Autoren sieht in ihnen nichts selbständiges und fasst sie als Eindrücke der Zahnwülste, resp. der auf letztern befindlichen Zellen auf. Es setzt sich die Membran in die durch jene Gebilde des Labium vestibulare hervorgerufenen Vertiefungen fort und erscheint dann hier verdickt; da wo sich Erhabenheiten befinden, ist das entgegengesetzte der Fall: die Membran ist hier verdünnt; das Schwinden der Streifung resp. das Auftreten von Löchern lässt sich aus dem vorigem ganz ungezwungen erklären. An Schrägschnitten der innern Zone kann man bei Kaninchen oft den Rand mit Zacken und napfartigen Vertiefungen besetzt

finden. Ich glaube daher, dass diese Anschauung eine gewisse Berechtigung hat. Doch erklärt sie nicht alle Erscheinungen.

Hensen und Retzius erkennen in dem Maschenwerk keine der Membran direkt angehörige Bildung. So bezeichnet es Hensen als „netzförmige Auflagerungen“, doch geht er im Text nicht näher darauf ein, Retzius sieht in ihm die obersten Platten des interdentalen Limbusepithels. Wenn man es hier mit abgehobenem Epithel zu thun hat, so ist es im höchsten Grade merkwürdig, dass man immer nur die Zellkontouren und niemals einen Zellkern sieht. Retzius hat zwar bei der Katze verschiedene Kerne in die einzelnen Maschen eingezeichnet; doch habe ich gerade von der Katze eine ziemliche Anzahl von Präparaten untersucht, ohne jemals einen Kern gefunden zu haben. Ein Anhaften von Zellen habe ich, wie schon oben erwähnt, nur bei Embryonen beobachtet; ferner müssten z. B. beim Menschen diese Zellen ein sehr merkwürdiges Aussehen haben, da die Maschenräume eine sehr variabele Ausdehnung aufweisen. Auch erschiene die Kittsubstanz zwischen den einzelnen Zellen etwas zu dick, indem die derselben entsprechenden Balken des Netzwerks oft eine erhebliche Verbreiterung erkennen lassen. Doch befinden sich überhaupt auf den Wülsten Zellen? Diese Frage kann nur für Embryonen sicher bejaht werden. Bei der fertig konsolidirten Schnecke sieht man sie nach Barth nur stets zwischen den Wülsten, nie aber auf diesen, und hier sitzen sie so eingekeilt, dass ein Herausreissen kaum möglich erscheint.

Und doch muss man nach den verschiedenen Bildern, die man von dem Netzwerk erhält — insbesondere führt jenes Hervorragen über den innern Rand zu einer derartigen Anschauung —, eine der Membran nicht direkt angehörige Bildung annehmen. Nach der Ansicht von Barth hat man hier eine, Zahnleiste und Membran miteinander verbindende Kittsubstanz vor sich. Ich glaube, damit den grössten Teil der Erscheinungen erklären zu können. Denkt man sich auf die Unebenheiten des

Labium vestibulare eine weiche, homogene Masse derartig aufgetragen, dass sie sämtliche Vertiefungen ausfüllt und nur die höchsten Erhebungen freilässt, und legt darauf die innere Zone der Cortischen Membran, so ist es einleuchtend, dass man, falls die Membran mit dieser Masse verklebt ist und ihr beim Losreissen folgt, ein mehr oder minder unregelmässiges Netzwerk erhält; bleibt die Masse mit den Wülsten in Verbindung, so ist sie natürlich an der innern Zone nicht vorhanden; weiterhin lässt sich auch leicht verstehen, dass einmal die innere Zone etwas nach aussen zu von ihrem innern Rand abreissen kann, jene Kittsubstanz sich aber erst weiter innen trennt: dann haben wir ein Überstehen der Figuren über den innern Rand der Membran, der in solchen Fällen immer zackig ist. Beweisend für die vorgetragene Anschauung ist auch der Umstand, dass die Zeichnungen niemals gegen den äussern Rand der innern Zone einen der Wülsten entsprechenden radialen Verlauf zeigen, wie das Böttcher in Fig. 37, Taf. IX. angibt; stets ist auch hier Netzwerk.

Für die Verhältnisse beim Menschen passt meiner Ansicht nach diese Erklärung vortrefflich; aber ich glaube, dass die abweichenden Formen beim Kaninchen, bei der Katze, beim Hund und beim Fuchs sich ähnlich erklären lassen. Eine weitere Untersuchung dieses Punktes wäre angebracht.

Mittlere Zone.

Die Mehrzahl der Autoren unterscheidet zwischen erster und zweiter Zone eine besondere Grenzlinie, die der Stelle entsprechen soll, wo die Membran über die Huschkeschen Zähne hinwegtritt. Nur Böttcher kennt keine Trennung zwischen den beiden Zonen: „es geht die Streifung der ersten Zone kontinuirlich in sanftem Bogen in die deutlicher ausgebildeten Streifen der zweiten Zone über; nur an Flächenpräparaten gehärteter Schnecken sieht man eine scharfe Grenzlinie zwischen ihnen“.

Nach Barth ist die Linie zwischen beiden Zonen als ein Kunstprodukt aufzufassen; man sieht sie niemals an frischen Zupfpräparaten; in gehärteten Membranen liegt sie übrigens stets an einer Stelle, wo die Membran bereits das dunkle Aussehen der zweiten Zone angenommen hat. Es spricht dies gegen die Annahme Henle's, dass die Membran an ihrem Übergang eine plötzliche Verdickung erfahre. Es wird eben die erste Zone allmählich dicker; wo diese Linie sich befindet, hat sie bereits eine ziemliche Dicke erreicht, wie das aus Querschnitten, in denen die innere Zone dem Labium vestibulare noch aufliegt, und aus Flächenpräparaten deutlich hervorgeht.

Mit der Frage, ob die Grenzlinie durch eine Einsenkung oder eine Erhöhung bewirkt werde, oder ob sie in der Membran selbst liege, hat sich keiner der Autoren beschäftigt. Ich fasse sie als ein Hängenbleiben der bis zum äussern Rande der Hörzähne reichenden Kittsubstanz auf, die hier, wie es scheint, etwas verdickt ist (vgl. die Grenzlinie in Fig. 1). Erhält man nämlich die netzförmigen Auflagerungen, so wie in Fig. 1, bis an jene Linie heranreichend, so kann man hier eine Verdickung derselben beobachten, die eben nichts anderes wie diese Linie ist. Reisst das übrige Netzwerk nun beim Trennen der innern Zone von dem Labium vestibulare nicht mit ab, so hat man dann nur die äussere Grenzlinie der Kittsubstanz vor sich, die, ebensowenig wie jene, der Membran selbst angehört. Dass die Linie thatsächlich so, und nicht etwa als ein Abdruck der Huschke-schen Zähne, gedeutet werden muss, habe ich an einem Präparate vom Menschen erkannt, wo diese Linie den seitlichen Rand der Cortischen Membran etwas überragte.

Über die Richtung der Streifung der zweiten Zone habe ich bereits oben gesprochen.

Bewirkt wird die Streifung durch Fibrillen, die sich leicht durch Zerzupfen in einzelne Fasern isolieren lassen; gut gelingt das, wie Böttcher fand, bei Schnecken, die einige Zeit in

Müllerscher Flüssigkeit, in Alkohol oder Chromsäure gelegen haben; schwieriger ist es schon bei frischen Präparaten. Die Fasern der zweiten Zone sind nach Barth viel selbständigere Gebilde, wie die der ersten. Sie reissen beim Zerzupfen, besonders an den seitlichen Rändern einzelner abgerissener Stücke, leicht los, knicken und biegen sich verschiedentlich, scheinen aber selten durchzureissen. Ist die dritte Zone ganz abgerissen, so sieht der äussere Rand der mittleren Zone wie aufgefranzt aus, an vielen Stellen sieht man hier isolierte Fibrillen. Reisst die Zone an einer Stelle ein, so kann man, ähnlich wie in der ersten Zone, fast immer beobachten, dass die Einrisse in der Richtung der Streifung liegen.

Neben den Fibrillen hat schon Hensen, auf die einfache Thatsache hin, „dass sie sich in Fasern spalten lässt", eine Zwischensubstanz an der zweiten Zone unterschieden. Böttcher zeigte, dass man dieselbe auch sehen kann, und zwar dann, „wenn der äussere Rand der dicken Zone der Art dem Beobachter zugekehrt ist, dass die Fibrillen im Querschnitt erscheinen". Zwischen den dann punktförmigen Fibrillen zeigt sich hierbei „eine die Masse der Fibrillen etwas überwiegende, viel schwächer lichtbrechende, interfibrilläre Substanz". Diese Zwischensubstanz ist auch bei Querschnitten der zweiten Zone gut zu sehen.

Ausser der eben beschriebenen Streifung der zweiten Zone befindet sich, wie Barth entdeckte, in diesem Teile der Cortischen Membran noch stets eine zweite, die erstere kreuzende, die merkwürdiger Weise von fast allen Beobachtern übersehen worden ist; nur Hensen deutet sie in seiner Zeichnung der Membran an, ohne jedoch im Text näher darauf einzugehen. Auch Henle hat sie gesehen, wenn er sagt: „die mittlere Zone der Membran besteht aus mehreren Schichten feiner Fasern, welche in jeder Schichte einander parallel, in den verschiedenen Schichten unter sehr spitzen Winkeln gekreuzt verlaufen". In

den meisten Fällen ist die Kreuzung eine sehr spitzwinklige doch habe ich auch Präparate gesehen, wo der Winkel beinahe einen rechten betrug; es hatte die zweite Zone fast ein karriertes Aussehen. Die Kreuzung liegt nicht in einer Schicht, sondern gehört verschiedenen Schichten an, doch lässt sich bei der geringen Dicke der Membran niemals eine Schicht so einstellen, dass die andere dabei verschwindet. Hat man es nun hier wirklich mit einer Kreuzung zu thun? Nach Barth ist sie nur durch die Perspektive bedingt. Verlaufen die die zweite Zone begrenzenden Flächen nicht parallel, sondern zeigen sie, wie man sich an allen Querschnitten leicht überzeugen kann, einen mehr nach oben und unten ausgebogenen Verlauf, und denkt man sich nun eine Faserschicht auf der Oberfläche der Membran, die andere auf der Unterfläche, so ist es klar, dass es sich selten treffen wird, dass beide Schichten sich so decken, dass ihr Faserverlauf absolut parallel erscheint. Einen Belag der oberen und unteren Seite mit Fibrillen habe ich in verschiedenen Schrägschnitten der Kaninchenschnecke gesehen; auch Fig. 2 und 10 gibt ein derartiges Bild; man sieht zwei Fibrillenschichten (m^1 und m^2), von denen in der Photographie natürlich nur eine (m^1) scharf erscheint.

Was liegt nun aber zwischen den Fibrillenschichten?

Barth gelang es einmal, ein Präparat zu erhalten, in dem Folgendes zu erkennen war: An der nicht gehärteten, mit Methylenblau gefärbten und in Glycerin zerzupften Corti'schen Membran einer ca. 40jährigen Frau fanden sich an einer Stelle der mittleren Zone die Fibrillen teils auseinander gerissen, teils losgelöst. Dazwischen sah man aber kein Loch in der Membran, sondern eine gleichmässige Färbung.

Ähnliche Präparate habe ich auch gesehen. Es scheint sich daher eine homogene Schicht, jedenfalls eine Fortsetzung der zwischen den Fibrillen befindlichen Kittsubstanz, in der Mitte der Zone zu befinden. Auch an den oben erwähnten

Schrägschnitten ist der zwischen den Fibrillenlagen befindliche Raum gleichmässig matt gefärbt.

Und doch ist es fraglich, ob dieses Verhalten als das normale betrachtet werden darf. An zahlreichen Querschnitten, die von in sehr verschiedener Weise präparierten Schnecken stammen, ist auch dieser Raum von zahllosen Fibrillen erfüllt, so dass man hier vor einem ungelösten Problem steht. Was ist hier Kunstprodukt? Der homogene Raum oder die Fibrillenquerschnitte? Böttcher machte früher darauf aufmerksam, dass die Fibrillen gelegentlich bei der Anwendung von Salzsäure verschwinden. Aber diese Membranen waren zum Teil nicht mit Salzsäure behandelt worden, und ausserdem wäre es auch sehr merkwürdig, dass nur die innern, nicht aber die äussern Fibrillen diesem Prozess des Verschwindens anheimfallen sollen. Dieser Punkt bedarf noch einer weitern Beobachtung.

Auf der Unterfläche der zweiten Zone wurde zuerst von Hensen ein eigentümliches Gebilde in Form einer Linie beschrieben, die durch einzelne Höcker hervorgerufen sein sollte und von Hensen mit den innern Stäbchenzellen in Verbindung gebracht wurde. Retzius und Schwalbe beschreiben diese Hensensche Linie als einen hellen, glänzenden Strang, der an der Unterseite der Membran hinzieht, und sprechen ihn als eine hyaline Verdickung der zweiten Zone an.

Einen Streifen habe ich nur beim Menschen sehen können; Fig. 1 zeigt ihn als ein in der Mitte der zweiten Zone verlaufendes, ziemlich breites, dunkles Band, mit bald scharfen, bald verschwommenen Rändern (Fig. 1h). Höcker sind nicht vorhanden, wie solche Retzius in seinen Zeichnungen abbildet. Solche Präparate habe ich noch nicht gesehen.

In einem Präparate von einem zweimonatlichem Kinde, dessen Schnecke fünf Stunden post mortem in Müllersche Flüssigkeit gelegt wurde, in der sie acht Tage verblieb, um dann auf zwei

Tage mit $^1/_4$ % Osmiumsäure behandelt zu werden, hatte der Streifen ein etwas anderes Aussehen. Zunächst war sein innerer Rand ziemlich scharf gegen die Membran abgegrenzt und zeigte an einigen Stellen segmentartige Ausbuchtungen nach aussen, ähnlich wie sie Retzius auf dem äussern Rand des Streifens bei der Katze darstellt. Äusserst unregelmässig war dagegen der äussere Rand, der vielfach durchbrochen, das Bild eines Netzwerks in Rudimenten hatte. Manchmal setzen sich ein bis zwei Maschenräume an, oft waren auch nur nach aussen abgehende Fasern vorhanden. Das ganze Gebilde lag üder der Streifung und zeigte im allgemeinen eine gleichmässig dunkle Färbung, welche viel dunkler als die der zweiten Zone war. Es hatte in diesem Präparate den Anschein, als ob man hier ein der Unterfläche auflagerndes Gebilde vor sich habe, indem der Streifen an einzelnen Stellen auf der zweiten Zone gänzlich fehlte. Weiterhin fand sich in demselben ein Einriss. Bemerkenswert war, dass die Streifung unter dem fast genau radiär verlaufenden, mit graden, scharf abgeschnittenen Rändern versehenen Risse intakt durchzog.

In gehärteten Cortischen Membranen von Kaninchen, Hunden und Katzen ist ein Streifen nicht vorhanden; dagegen habe ich fast immer eine an der Unterfläche der Membran verlaufende Linie gefunden, die unter etwas eigentümlichen Verhältnissen auftritt. Zunächst liegt sie mit der Trennungslinie zwischen erster und zweiter Zone in einer Ebene; denn beide erscheinen bei einer bestimmten Einstellung gleichzeitig unter dem Mikroskop. Bei dieser Einstellung erscheint die zweite Zone in zwei ungleich grosse und ungleich gefärbte Abschnitte geteilt. Der innere, breite Teil ist viel dunkler und wird von jenen zwei Linien scharf begrenzt, die äussere, etwas schmälere Parthie ist blasser und wird nach dem äusseren Rande zu etwas verschwommen. Die Färbung des innern Abschnittes ist eine vollkommen gleichmässige, die des äussern lässt nach dem

äussern Rande allmählich an Kraft nach. Diese Unterschiede in der Helligkeit hat Retzius bei der Katze in der Abbildung zum Teil angedeutet, doch erwähnt er sie nicht im Text. Bemerkenswert ist nun folgendes Verhalten: Die Unterschiede verschwinden sofort, wenn man mit dem Deckgläschen einen gewissen Druck auf die Membran ausübt; man hat dann die gleichmässige Färbung der zweiten Zone vor sich, wie man sie bei nichtgehärteten Membranen immer sieht; jene Linie ist dann oft auch verschwunden; doch nicht immer.

Beim Kaninchen habe ich stets nur diese eine Linie gesehen; bei Katzen dagegen fast immer deren drei. Auch beim Hunde scheinen drei Linien vorhanden zu sein, doch habe ich zu wenig Präparate vom Hunde untersucht, um darüber ein Urteil fällen zu können.

In Fig. 13, die von einer Katze stammt, finden sich diese drei Linien. Gerade und von ununterbrochenem Verlaufe ist nur die mittlere (h), die jener obenerwähnten Linie entspricht und auch hier die zweite Zone in ganz ähnlicher Weise wie oben teilt. Sehr unregelmässig ist die äussere Linie h^1, die sich ziemlich dicht an die mittlere hält und trotz ihrer zahlreichen Ausbiegungen nach aussen, auf deren Kuppen nach aussen abgehende Linien vorhanden sind, ungefähr in derselben Entfernung von ihr verläuft. Die dritte, innerste Linie h^2 ist sehr unbeständig und nicht überall im Präparat vorhanden; sie verläuft ziemlich unregelmässig, aber doch der mittleren annähernd parallel, indem sie sich etwa in der zwei- bis dreifachen Entfernung der beiden äussern Linien hält. Auch in Fig. 13 ist die Trennungslinie gr zwischen erster und zweiter Zone sehr deutlich; alle vier Linien liegen also in einer Ebene, d. h. sie gehören einer Fläche der Membran an, und zwar der unteren. Wo die Membran umgeschlagen war, sah man nun in der Fortsetzung jener Linie keine Verdickungen und keine Höcker, sondern zwei Einkerbungen. Und zwar entsprach die äussere Ein-

kerbung den beiden äusseren Linien h und h^1, die zweite der innern. Aus dem äussern Einschnitt ragte eine kleine Faser, wie eine Borste heraus.

Jene beiden äussern Linien täuschen leicht das Vorhandensein eines Streifens vor; die hellere Färbung, die in der zweiten Zone mit der mittleren Linie einsetzt, sowohl wie der Umstand, dass die äusserste unregelmässige Linie in manchen Präparaten einen ununterbrochenen Verlauf und nur wenige oder keine abgehenden Fasern aufweist, geben leicht zu einer derartigen Anschauung Veranlassung. Bei näherer Betrachtung erkennt man jedoch, dass die hier beginnende, hellere Färbung in der Membran gelegen ist und nichts mit jenen beiden Linien zu thun hat, wie das in Fig. 13 deutlich zu sehen ist. Die Zahl der von der äussersten Linie abgehenden Fasern ist in einzelnen Fällen eine recht grosse; hierbei zeigen sie dann oft eine annähernd parallele Anordnung, deren Richtung in einem Falle ungefähr mit der des Löwenbergschen Netzes übereinstimmte.

Sehr eigenthümlich ist die innerste Linie h^2 in Fig. 13. In anderen Präparaten, die von der Katze stammten, hatte sie grosse Ähnlichkeit mit der Trennungslinie zwischen erster und zweiter Zone und liess sich ähnlich wie diese durch das ganze vorliegende Stück der Membran hindurch verfolgen. Wie aus der Umschlagstelle hervorgeht, scheint es sich hier um eine der Unterfläche der zweiten Zone angehörige Furche zu handeln. Hie und da schien es auch, als ob einzelne Fasern, ähnlich wie von der äussern Linie, von ihr abgingen.

In betreff des Zwischenraums zwischen den beiden innern Linien h und h^2 habe ich bei einigen wenigen Präparaten die Beobachtung gemacht, dass hier die Färbung etwas dunkler war, als in der übrigen Parthie der zweiten Zone. In dem Falle hatte der Zwischenraum grosse Ähnlichkeit mit dem oben beim Menschen beschriebenen Streifen.

Nicht ganz leicht erscheint die Erklärung des Voranstehen-

den. Jedenfalls kann man nur sicheres über die Unterschiede in der Helligkeit der zweiten Zone sagen, die offenbar nur der optische Ausdruck für gewisse Unterschiede in der Dicke der Membran sind. Besonders dafür spricht das Verhalten derselben bei Anwendung von Druck auf die Membran. Die gleichmässig dunkle innere Parthie wird meiner Ansicht nach dadurch hervorgerufen, dass die die Membran begrenzenden Flächen hier einen annähernd parallelen Verlauf haben. Von jener Linie ab aber wird das Verhältnis ein anderes, es tritt nach dem äusseren Rande zu eine Verringerung des Dickendurchmessers ein, infolgedessen die zweite Zone nach aussen zu immer heller wird. (Der dunkle Streifen b am Rande von Fig. 13 hat eine andere Bedeutung, er liegt nur der Membran auf, und stellt einen Teil des Löwenbergschen Netzes dar.)

Ob jene Linien wirklich Verdickungen der Unterfläche der zweiten Zone sind, ist schwer zu sagen. In Querschnitten habe ich noch keine Verdickung gesehen, wie von den verschiedenen Autoren angegeben wird, wohl aber sehr oft Furchen und Vertiefungen. Betreffs der Linie bei Kaninchen und Hunden und der mittleren Linie bei Katzen möchte ich mich für die Annahme entscheiden, dass sie thatsächlich nur Kunstprodukte sind. Eine Erklärung, wodurch sie hervorgerufen sind, kann ich freilich nicht geben. Am nächsten liegt der Gedanke, sie mit dem Cortischen Organ zusammenzubringen. Doch fehlt zu einer solchen Annahme jeder Beweis.

Anders steht die Sache bei der äusseren Linie in Fig. 13. Diese sendet in einzelnen Fällen zahlreiche Fasern aus, die mehr oder weniger krumm verlaufen und dann plötzlich enden. Schon Böttcher hat an dieser Stelle der Unterfläche der zweiten Zone abgehende Fäden gesehen. Auf die Bedeutung dieser werde ich noch zurückkommen. Die Linie selbst scheint durch die wahrscheinlich in grosser Zahl abgehenden Fäden bedingt zu sein, die, teils umgeschlagen, mit oder gegen die Membran-

richtung verlaufen, teils abgerissen sind und so den Verlauf der Linie unterbrechen.

Beim Menschen haben wir an dieser Stelle jedenfalls ein der Unterfläche angehöriges, spiral verlaufendes Band vor uns, von dem sich nach aussen ein Netzwerk inserirt, und das wahrscheinlich eine der Membran nicht direkt angehörige Bildung darstellt. Barth sieht in diesem Streifen den dem Löwenbergschen Netzwerk angehörigen Balken (s. unten); doch möchte ich mich mehr für die Annahme entscheiden, dass der Streifen beim Menchen jenen Linien bei der Katze und dem Kaninchen entspricht. Es bedarf diese Frage noch einer weiteren Aufklärung.

Als eine weitere Eigentümlichkeit der zweiten Zone wird das Löwenbergsche Fadennetz beschrieben. Doch ist es vorteilhafter, es erst bei der dritten Zone zu betrachten, da ich mich denen anschliessen muss, die es mit dieser in Verbindung bringen.

Äussere Zone.

Mit der zweiten Zone lassen manche Autoren die Membran nach aussen zu endigen; so bezeichnen Retzius und Schwalbe als das äussere Ende der Membran einen hellglänzenden Streifen, den sog. Randstreifen, der sich an die Faserzone ansetzt und der nach Retzius in den verschiedenen Windungen bei den einzelnen Tierarten gewisse Unterschiede aufweist. Andere Beobachter dagegen, wie Böttcher, Henle und Kölliker fanden, dass mit jenem Randsaum die Membran noch nicht nach aussen abschliesst, sondern, dass man nicht selten Fortsätze, zuweilen auch Teile eines Netzwerks bis zu mehreren Maschenreihen daran beobachtet und unterschieden demgemäss eine dritte Zone an der Cortischen Membran.

Was zunächst den Übergang zwischen zweiter und dritter Zone anbetrifft, so besteht hier nach Böttcher eine scharfe Grenze; nach Henle enden die Fasern der zweiten Zone in

einer Reihe. Doch ist nach Barth die Grenze keine so ausgesprochene. Die Fasern der mittleren Zone biegen sich im äusseren Viertel, wie ich das bereits oben erwähnte, etwas mehr nach aussen oben, so dass sie mehr tangential verlaufen und enden dann, sich etwas zuspitzend, die einen früher, die andern später, in dem Randstreifen, den man als den innersten Teil der dritten Zone betrachten kann. Er erscheint als ein vollkommen homogenes, sich nur wenig färbendes Band, das bei ein und demselben Individuum verschieden aussehen kann. In manchen Präparaten ist nämlich nur ein etwas wellig verlaufender Strich am Rande der zweiten Zone vorhanden, der nicht hell, sondern ziemlich dunkel ist und wenn er nicht scharf eingestellt ist, einen hellen, von zwei dunkeln Linien begrenzten Streifen darstellt. Bis zur maximalen Breitenausdehnung kann er die verschiedensten Breiten einnehmen, dabei in Bezug auf Helligkeit die verschiedensten Nuancen darbietend; am hellsten ist er stets, wenn er am breitesten ist; nur dann sieht er bei einer bestimmten Einstellung im Mikroskop in seiner ganzen Ausdehnung gleichmässig deutlich aus. Diese Verschiedenheiten beruhen darauf, dass der Streifen sich hie und da umschlagen kann, man sieht ihn dann zum Teil oder ganz von der Kante aus. Begünstigt wird dies offenbar dadurch, dass die zweite Zone sich nach aussen zu etwas zuspitzt. Ein derartiges Zuspitzen der zweiten Zone habe ich schon bei der Hensenschen Linie wahrscheinlich gemacht; es lässt sich aber auch aus der Biegung der Streifung nach aussen oben folgern, die nur durch Perspektive hervorgerufen wird.

Sehr fest kann dieser Streifen, der nach Barth in manchen Präparaten eine Fortsetzung jener mittleren homogenen Schicht der zweiten Zone zu sein scheint, mit dem mittleren Teil der Cortischen Membran nicht in Verbindung stehen, da er sehr leicht losreisst; bei Zupfpräparaten, sowohl in frischen, wie in gehärteten besteht die Membran oft nur aus erster und zweiter

Zone, und nur der aufgefranzte Rand der zweiten Zone lässt erkennen, dass die Membran hier noch nicht endigt.

Ich habe den Randstreifen bei den verschiedenen Tierarten nur in oben beschriebener Weise gesehen; immer erschien er als ein homogenes, blasses Band. Auf die davon abweichenden Angaben von Retzius werde ich beim Löwenbergschen Fadennetz zurückkommen.

Ein sehr verschiedenes Verhalten bietet der äussere Rand des Streifens; oft sieht er ganz glatt aus; in andern Fällen setzen sich Fäden an ihn an (vgl. Fig. 1), die sich gelegentlich verbinden und so das Rudiment eines Netzwerks bilden. Ausser Fig. 1 habe ich nur relativ wenig derartige Präparate gesehen; in den meisten Membrannen, die ich untersuchte, erhielt ich selbst nicht den Randstreifen und doch war die Membran nicht aufgefranzt und machte am Rande den Eindruck des Unversehrten. Es war das stets der Fall, sobald das Löwenbergsche Fadennetz der Membran auflag (vgl. den äussern Rand von Fig. 3, 6, 11, 13, 14, 16 und 17).

Ich will im folgenden versuchen, den Nachweis zu führen, dass das Löwenbergsche Fasernetz nichts anderes, als die direkte Fortsetzung des Randstreifens ist, dass es bloss zufällig auf der zweiten Zone liegt und damit die dritte Zone repräsentirt.

Auf der Oberfläche der zweiten Zone beschrieb Löwenberg 1864 ein eigentümliches Gebilde, das sich im Flächenbilde als ein Netzwerk, in Querschnitten aber als ein der Membran aufliegendes Häutchen darstellte, das an einzelnen Stellen verdickt war. Mit dem äusseren Ende der zweiten Zone vereinigte sich das Häutchen zu einem Kanal, in dem Löwenberg ein Blutgefäss zu erkennen glaubte. Letztere Beobachtung hatte Kölliker bereits 1859 gemacht. Löwenberg nahm die Oberfläche der zweiten Zone als die natürliche Lage dieses Häutchens an, ebenso Hensen und später auch Retzius. Andere Autoren erwähnen

das Netzwerk überhaupt nicht. Böttcher scheint es, seinen Abbildungen nach zu urteilen, nur teilweise gesehen zu haben.

Was zunächst die äussere Gestaltung jenes Fadennetzes angeht, so habe ich bis jetzt noch keine Abbildung gesehen, die den mikroskopischen Aufbau desselben vollständig richtig angibt. Retzius hat dieses Netzwerk sicherlich so wie es Fig. 3 angibt, vor sich gehabt, doch hat er jenen hellern und jenen dunklern Randstreifen nicht richtig gedeutet und einer andern Annahme zu Liebe gezeichnet. Am leichtesten lässt es sich bei Kaninchen und Katzen darstellen, besonders wenn die Schnecke kurze Zeit in Osmiumsäure gelegen hat; auch beim Hunde habe ich es vollständig gesehen, teilweise beim Fuchs. Beim Menschen habe ich es nicht nachweisen können; doch glaube ich, dass es auch hier vorhanden ist.

Ich bespreche zuerst das Löwenbergsche Fadennetz des Kaninchens, da ich dieses am eingehendsten habe untersuchen können. An gut erhaltenen Präparaten lassen sich drei Teile an ihm unterscheiden (vgl. Fig. 3 und 6 [l, b und r]). Am weitesten nach innen befindet sich das Netzwerk l, das bereits Löwenberg gesehen hat. Löwenberg lässt es auf der Grenze zwischen erstem und zweiten Drittel der zweiten Zone beginnen. Nach Hensen geht es bis an die erste Zone und selbst noch auf diese hinauf. Im allgemeinen habe ich die innere Grenze sehr veränderlich gefunden. In Fig. 3 geht es weit auf die erste Zone hinauf, in andern Fällen begann es erst in der Mitte der zweiten Zone sichtbar zu werden. Die Zeichnung des Netzwerks ist im allgemeinen von Retzius richtig angegeben; man erkennt eine Anzahl dickerer und dünnerer Fäden, die ganz ungleichmässige, meist rundliche Maschen umschliessen. Eine gewisse Regelmässigkeit liegt darin, dass die dickeren Fäden das Netzwerk ganz durchsetzen und weiterhin noch unter sich annähernd parallel sind, so dass eine Art Streifung erscheint, deren Richtung

mit der Streifung der zweiten Zone ungefähr einen rechten Winkel bildet. In Fig. 8 ist das Netzwerk isoliert, hier sind die dicken Streifen verdoppelt; es liegen immer je zwei Streifen ziemlich nahe aneinander, dann kommt ein grösserer Zwischenraum, der mit einem Netzwerk ausgefüllt ist. Andeutungen davon finden sich auch in Fig. 3 und 6. — Nach innen zu werden beim Kaninchen die Fasern etwas dünner und die Maschenräume auch kleiner. Die dicken Fasern bekommen dadurch ein etwas zugespitztes Aussehen. Bei manchen Netzen habe ich dann wieder an der innern Grenze dickere, solidere Fasern auftreten sehen, auch waren die Maschenräume in solchen Fällen wieder grösser; doch war der Verlauf dieser dicken Fäden nicht im Sinne der Richtung des gesamten Netzwerks, vielmehr zogen sie ziemlich parallel mit der Streifung der zweiten Zone. Bei jungen Tieren habe ich ferner eine gewisse Abweichung von dem oben beschriebenen Verhalten der Fasern des Netzes beobachtet, indem der Unterschied zwischen dünnen und dicken kein so sehr ausgesprochener war. Vielleicht ist die so starke Verbreiterung der dicken Fasern in Fig. 8 als ein Kunstprodukt zu betrachten.

Ob die Maschen leer sind, ist fraglich; es scheint in der That die Löwenbergsche Beobachtung, dass wir hier ein feines Häutchen vor uns haben, richtig gewesen zu sein. An Flächenpräparaten lässt sich diese Frage sehr schwer entscheiden, selbst wenn das Netzwerk isoliert ist, da sich die Fasern nur schwach färben; doch sieht es aus, als ob in Fig. 8 die Maschenräume nicht leer wären. In Querschnitten dagegen habe ich beobachtet, wie dies schon Löwenberg anführt, dass die Punkte — die Querschnitte der Fasern — durch eine feine Linie miteinander verbunden sind.

Nach aussen hin geht das Löwenbergsche Fadennetz in den zweiten Teil, in einen eigentümlichen dunklen Balken über (vgl. Fig. 3 und 6b). Retzius hält ihn beim Kaninchen für

den Randstreifen der zweiten Zone. Doch lässt sich bei verschiedener Einstellung nachweisen, dass sich das Netzwerk durch den Balken fortsetzt, der nicht hell, wie ihn Retzius zeichnet, sondern ziemlich dunkel aussieht. Gegenüber den Fasern des Netzwerks färbt er sich sehr intensiv; jener Randstreifen färbt sich dagegen nur sehr wenig. Ferner ist die Grenze gegen das Netzwerk keine sonderlich scharfe, an einzelnen Stellen buchten sich die Maschenräume in den Balken vor, so dass segmentartige Ausschnitte in ihm entstehen. In Fig. 8, die den isolierten Balken (b) des Kaninchens mit einem Teil des eigentlichen Löwenbergschen Netzes (l) wiedergibt, ist die mittlere Partie von b von einem dunklen Band durchzogen, das mässig scharf begrenzt und überall ungefähr gleich breit ist. Der übrige Teil ist nur wenig dunkler als das Fadennetz; in Fig. 3 hebt er sich gegen die zweite Zone nicht ab und ist daher nicht gut zu sehen. Durch den ganzen Balken verlaufen, ihn durchquerend, vereinzelte Fasern, die die direkte Fortsetzung der dünneren Fäden des Löwenbergschen Netzes sind; bei ihrem Durchgang durch die mittlere Partie des Balkens zeigen sie eine eichte Ausbiegung, die ich darauf schieben möchte, dass jenes mittlere Band eins Verdickung des ganzen Balkens darstellt. Die Ausbiegung würde dann durch die Perspektive hervorgerufen. Hie und da findet man auch eine Andeutung von längsverlaufenden Fasern; in Fig. 8 ist wenig davon zu sehen.

Auf den Balken folgt nun nach aussen der dritte Teil des Löwenbergschen Netzes (Fig. 3 und 6r), der wieder ein Netzwerk ist. Retzius hält dieses Netzwerk bei der Katze, für den durchbrochenen Randstreifen, beim Kaninchen führt er es überhaupt nicht an, in der Abbildung zeichnet er nach aussen zu von dem Balken nur die Streifung der zweiten Zone weiter, ohne ein Netzwerk dabei. Doch ist auch beim Kaninchen, falls der Balken nicht, was man häufig findet, mit dem äussern Rande der zweiten Zone abschliesst, stets ein nach aussen sich an-

setzendes Netzwerk vorhanden. Das Aussehen desselben ist beim Kaninchen ein charakteristisches. In Fig. 6r ziehen an einzelnen Stellen dunklere, ziemlich breit beginnende Streifen von konischer Gestalt von jenem Balken nach aussen. Bei verschiedener Einstellung erkennt man, dass in diesen ziemlich unregelmässige Fasern nach dem Rande zu verlaufen, die vom Maschenwerk auf dem Balken ihren Ursprung nehmen und Verbindungen unter sich eingehen. In Fig. 8 ist das nur angedeutet, da zuviel fehlt. Zwischen den dunkleren Streifen sind in Fig. 3 weitere Fasern vorhanden, die aber bedeutend dünner sind und ebenfalls Verbindungen untereinander eingehen. An den dunklen Keilen ist fast überall die Randlinie, mit der Netzwerk und Membran nach aussen abschliessen, etwas nach aussen ausgebogen, so dass der wellige Verlauf derselben eigentlich nur dadurch hervorgerufen wird. In jede Ausbiegung hinein begibt sich eine dunklere, dickere Faser, die oft, kurz vor der Randlinie angekommen, umbiegt und ein Stück mit ihr parallel verläuft. Dann verschwindet sie, ohne mit der Randlinie in Verbindung getreten zu sein. Eine weitere Eigentümlichkeit bietet die Randlinie in Fig. 3, die nach innen zu von einem hellen Streifen begrenzt ist. Von diesem gehen weitere, hellere Streifen — Fasern, die nicht scharf eingestellt sind — nach innen zu ab und lassen sich teilweise bis in den Balken verfolgen. Fast alle die Streifen zeigen sich nun an einer Seite von einer dunklen Linie begrenzt, welche sich in die Randlinie fortsetzt und so jenen hellern Streifen durchkreuzt. Die Begrenzungslinie der andern Seite der Streifen hört dagegen schon vor demselben auf, wie schon Barth beobachtete.

Auch bei der Katze habe ich die soeben besprochenen drei Teile des Löwenbergschen Fadennetzes nachweisen können. Schwierig ist der erste Teil, das eigentliche Fadennetz (Fig. 11 l) zu sehen. Retzius hat ihn nur teilweise gesehen. Die Schwierigkeit liegt hauptsächlich darin, dass die zweite Zone bei der

Katze sehr viel dicker und deshalb lichtundurchlässiger ist, wie beim Kaninchen, so dass man das Netzwerk, selbst wenn es in grosser Ausdehnung vorhanden ist, gar nicht sieht. Meistens sind nur einige Maschen in der Gegend des äussern Randes der zweiten Zone sichtbar, die sich schwer nach innen auf die dunkle Partie der zweiten Zone verfolgen lassen. Aber doch setzt sich das Fadennetz oft noch weit auf der zweiten Zone, ja selbst bis an die Grenze zwischen erster und zweiter Zone, fort. Den Nachweis einer derartigen Ausdehnung lieferte mir die Photographie, die die Dunkelheit der zweiten Zone besser durchdringt wie das menschliche Auge. Und so habe ich in verschiedenen Photographieen der zweiten Zone das Löwenbergsche Fadennetz erhalten, in denen ich das Vorhandensein bei der mikroskopischen Untersuchung nicht im entferntesten ahnte. — Fig. 11 stammt von einer jungen Katze; die Schnecke war mit Müllerscher Flüssigkeit und Osmiumsäure behandelt und dann zerzupft worden; die isolierte Membran wurde mit Hämatoxylin gefärbt. Gegenüber dem Fadennetz des Kaninchens ist das der Katze viel schlanker und dünner gebaut (vgl. Fig. 111), weiterhin ist es viel regelmässiger. Die rundlichen, von meist gleich dicken Bälkchen umgebenen Maschenräume sind im allgemeinen von gleicher Grösse, dazwischen finden sich nur zerstreut kleinere. Auch hier lässt sich eine ausgesprochene Richtung in dem Netzwerk nicht verkennen; sie verläuft so wie beim Kaninchen und wird durch einzelne, das Netzwerk in seiner ganzen Länge durchsetzende Fasern hervorgerufen, die nur an wenigen Stellen verdoppelt sind. Eine Fortsetzung nach innen ist in Fig. 11 nur undeutlich, aber doch vorhanden; sie erscheint in einzelnen, nur teilweise durch Querfasern verbundenen Streifen, die in der Richtung des Netzwerks verlaufen und etwa in der Mitte zwischen Hensenscher Linie und Beginn der ersten Zone endigen. Fig. 11 stammt aus der mittleren Windung der Schnecke; nicht ganz so regelmässig

war das Netzwerk in der ersten Windung desselben Tieres; die Maschen waren hier ausserdem auch etwas eckig. Ob man es hier auch mit einem Häutchen, ähnlich wie bei dem Kaninchen, zu thun hat, habe ich noch nicht entscheiden können, da mir eine völlige Isolierung dieser Partie noch nicht gelungen ist.

An das Fadennetz setzt sich auch bei der Katze nach aussen zu ein Balken an, der jedoch in nicht so fester Verbindung mit dem Netzwerk zu stehen scheint, wie es bei dem Kaninchen der Fall ist, wo sich beide ziemlich gut isolieren lassen. Bei dem Versuche, Netzwerk und Balken zu isolieren, stösst man hier auf erhebliche Schwierigkeit; mehr wie einige Fasern des Netzes bleiben gewöhnlich nicht an ihm hängen. In Fig. 15 ist es mir gelungen, einen Teil des Netzwerks mit dem Balken zum Umschlagen zu bringen. — Bei der Katze durchsetzen nun gerade die dicken Fasern, ebenfalls unter leichter Ausbiegung, den Balken; ausserdem sind hier schräg und längs verlaufende Fasern vorhanden, so dass er hier als die direkte Fortsetzung des Löwenbergschen Netzes erscheint; doch werden die Maschenräume kleiner und unregelmässiger. Ein durchziehendes dunkles Band wie beim Kaninchen ist hier nicht vorhanden, vielmehr hat der Balken bei der Katze ein mehr homogenes Aussehen; auch setzt er sich mehr gegen das Netzwerk ab; gut ist das in Fig. 11 zu sehen. Bei der Katze lässt sich dieser zweite Teil des Löwenbergschen Netzes, der Balken, auf grössere Strecken hin leicht isolieren.

Ein etwas anderes Verhalten wie beim Kaninchen zeigt der nun folgende dritte Teil bei der Katze; das sogenannte Randnetz. Hier gehen von der Randlinie mehr oder weniger rechtwinklig verlaufende, meistens parallele Fasern aus, von denen in einzelnen Präparaten sich je zwei zu einer etwas dickeren, etwa in der Mitte zwischen Randlinie und äusserem Balkenrand vereinigen. Die dickeren Fasern verlaufen ziemlich gerade und unter sich parallel und hören, am äussern Rand des Balkens

angekommen, plötzlich auf. Dies Netzwerk scheint Böttcher zum Teil gesehen zu haben, doch sind seine Abbildungen etwas zu schematisch. — In andern Fällen war dagegen das Netzwerk unregelmässig; doch war stets eine Andeutung obigen Verhaltens zu erkennen. In Fig. 11 ist überhaupt kein Netzwerk am Aussenrande vorhanden; es schliesst die Membran mit dem Balken aussen ab. Ein höchst merkwürdiges Bild bot der äussere Rand der zweiten Zone in einem anderen Falle. Man sah hier lauter kleine, etwas schief nach einer Seite gerichtete Spitzen von beinahe gleicher Grösse hervorragen, so dass der äussere Rand den Eindruck einer Sägefläche machte. Bei stärkerer Vergrösserung bogen die Spitzen alle nach unten um; es sah aus, als ob sie mit Widerhaken versehen wären. Nach innen zu setzte sich jede Spitze in eine im Sinne der Streifung der zweiten Zone verlaufende Faser fort, die in einem dunkeln Band — dem Balken — endigte. Die Fasern verliefen ungefähr parallel, die Partie erhielt dadurch ein geripptes Aussehen. Retzius fasst sowohl das oben beschriebene Netzwerk wie diesen gerippten Rand bei der Katze als den Randstreifen auf, der in den einzelnen Windungen verschiedene Modifikationen aufweist. Doch sieht der Randstreifen bei der Katze ganz anders aus; ich habe das schon oben besprochen.

Grosse Ähnlichkeit mit dem Löwenbergschen Netze der Katze zeigt das des Hundes; hauptsächlich gilt das für die beiden ersten Teile (Fig. 161 und b). Betreffs des Fadennetzes haben wir auch hier im allgemeinen gleich grosse Maschenräume und gleich dicke Bälkchen; weiterhin verläuft ein Teil der Bälkchen durch das ganze Netz, so dass auch beim Hund eine Richtung des ganzen Netzes unverkennbar ist. Doch scheint sie nicht so deutlich ausgesprochen zu sein wie beim Kaninchen und bei der Katze. Ausserdem ist in Fig. 16 das Netzwerk 1 sehr dünn, so dass es bei Isolierversuchen fast stets abreisst und auf der zweiten Zone liegen bleibt. Der Balken

(Fig. 16b) ist ähnlich wie bei der Katze auf beiden Seiten scharf begrenzt; auch zeigen die ihn begrenzenden Linien einen im wesentlichen parallelen Verlauf. Das Verhalten der ihn durchsetzenden Fasern des Löwenbergschen Netzes ist dasselbe wie bei der Katze. Etwas verschieden indessen ist das Aussehen des dritten Teiles des Löwenbergschen Netzes, des Randnetzes (Fig. 16r). In Fig. 16 schliesst der äussere Rand mit einer welligen, nur an einzelnen Stellen markierten Linie ab. Innerhalb des von Randlinie und äusserer Begrenzungslinie des Balkens gebildeten Raumes, dessen Helligkeit ungefähr die gleiche Intensität besitzt wie die Gegend nach innen vom Balken, finden sich nur Andeutungen eines beide Linien verbindenden, sehr feinen und unregelmässigen Netzes. Bei anderer Einstellung jedoch und besonders bei stärkerer Vergrösserung lässt sich erkennen, dass es sich fast überall findet. Seine Fasern enden in der Randlinie, wo diese vorhanden ist; im andern Falle biegen sie, am Rande angekommen, hakenförmig um. Überhaupt ist die in Fig. 16 erkennbare Wellenlinie der Randlinie gerade durch dieses Umbiegen bedingt. Nur an einigen Stellen fehlt es; hier aber bildet der Balken den äussern Rand der Membran, ähnlich wie in Fig. 11 bei der Katze.

Das Löwenbergsche Fadennetz des Hundes hat bereits Barth gesehen; doch nicht im Flächenbilde, sondern in einem Querschnitt durch die Schnecke, der die Membran etwas schräg getroffen hatte. Auch in diesen Präparaten, die ich auf diese ihre Identität mit dem Löwenbergschen Netz untersucht habe, lag das Netz in seinen drei Teilen der zweiten Zone auf. Sowohl die eigentümliche Regelmässigkeit des Fadennetzes, wie sie oben bei Kaninchen und Katze geschildert wurden, wie ganz besonders das charakteristische Aussehen des Balkens machten das ganz sicher.

Von einigem Interesse für dieses eigentümliche Gebilde ist Fig. 18, die photographische Nachbildung einer Cortischen

Membran eines Fuchses. Hier fehlt das eigentliche Löwenbergsche Netzwerk vollständig; dagegen sind Balken und Randnetz gut erhalten. Der Balken b ragt etwas über den seitlichen Rand vor. Er besteht hier im allgemeinen aus einem zwei- bis dreireihigen, langgestreckten Maschenwerk mit ziemlich dünnen Fäden. Da wo er überragt, sind die Maschenräume mit einer homogenen dunklen Masse ausgefüllt, so dass man auch hier einen soliden Strang vor sich hat. Ziemlich scharf begrenzt ist die äussere Contourlinie des Balkens, etwas weniger die innere; an letzterer sind bei stärkerer Vergrösserung einzelne abgehende Fasern sichtbar — jedenfalls Reste des eigentlichen Fadennetzes. In demselben Präparat fand sich der Balken auf eine grössere Strecke hin vollständig isoliert. — Neben dem ziemlich dunkelen Balken erscheint die äussere Partie r, ähnlich wie beim Hund, nur sehr matt. Von der Aussenlinie des Balkens geht hier ein zwei- bis dreimaschiges, ziemlich unregelmässiges Netzwerk mit dünnen Fasern und hauptsächlich langgestrecktem Verlauf aus, das, wie man bei stärkerer Vergrösserung erkennt, treppenförmig nach aussen abfällt. Nach aussen zu schliesst die Membran mit einer nicht besonders markierten Linie ziemlich scharf ab, die äusserst unregelmässig verläuft; irgend welche Beziehungen dieser Unregelmässigkeiten mit dem Netzwerk lassen sich bei der Linie nicht nachweisen; die Fasern enden bald da und bald dort.

Aus dem Vorhergehenden sehen wir, dass wir bei drei verschiedenen Tierklassen, auf der Oberfläche der zweiten Zone ein, scharf in drei Teile gesondertes Gebilde finden, dessen innerster Teil bereits von Löwenberg und andern gesehen worden ist. Dieser Teil zeigt sich uns als ein sehr feines, dünnes, in gewisser Weise regelmässiges Flechtwerk, dessen Begrenzung nach innen keine ganz feste ist. Wie weit man zur Annahme berechtigt ist, es als ein feines Häutchen mit leistenförmigen Verdickungen zu betrachten, müssen weitere Untersuchungen lehren.

In den zweiten Teil des Netzes, in den sog. Balken, geht dieser erste Teil in der Weise über, dass sich das Netzwerk direkt, allerdings in etwas modifizierter Weise, fortsetzt. Der Balken selbst ist als ein fester, kompakter Strang zu betrachten, dessen Begrenzungen nach innen und aussen nicht überall gleich scharf ausgesprochen zu sein scheinen. Der dritte Teil schliesslich, das Randnetz, ist ein sehr zerreissliches Gebilde, das ich noch nicht habe isolieren können. In der Beurteilung des auf der zweiten Zone liegenden Randnetzes sind zwei Umstände besonders hinderlich, einmal die immer durchscheinende Streifung der zweiten Zone, ferner der Umstand, dass sich die zweite Zone an ihrem äussern Rande, wie oben erwähnt, zuspitzt, und sich so bei stärkerer Vergrösserung niemals alles gleichmässig übersehen lässt. Jedenfalls kann man zur Zeit nur soviel sagen, dass der dritte Teil des Löwenbergschen Netzwerks wieder ein Netz ist, dessen Aussehen sehr vielen Schwankungen unterworfen ist.

In welcher Beziehung steht nun das ganze Löwenbergsche Fadennetz zur zweiten Zone? Ganz ohne Verbindung kann es nicht auf ihr liegen; dazu sieht man es zu oft in immer wiederkehrender Form mit ihr verbunden; auch macht die Membran, so bald Randnetz und Balken sich auf ihr befinden, stets den Eindruck des Vollständigen. In irgend einer Weise müssen beide daher miteinander in Verbindung stehen. Gegen eine Fixation der Fläche des Netzwerks oder des Balkens auf der Oberfläche der zweiten Zone spricht die leichte Isolierbarkeit derselben. Die innere Grenze kann auch nicht gut mit der zweiten Zone verbunden sein, dazu ist sie viel zu unbeständig. Es bleibt noch die äussere Grenze, das Randnetz übrig. Dieses schliesst mit einer leicht gewellten Linie ab, bis zu welcher die Streifung der zweiten Zone reicht. Aber auch das Randnetz endigt in dieser Linie. Es liegt der Gedanke nahe, dass die Verbindung beider in jener Linie zu suchen sei. Da sich die

Möglichkeit einer andern Verbindung ausschliessen lässt, so wäre dann das Ganze als eine einmal zusammengefaltete Membran zu betrachten, deren Umschlagsstelle jene Randlinie ist. Schon Böttcher erklärte das Randnetz bei der Katze für umgeschlagen; er ist der einzige, der für eine derartige Anschauung eingetreten ist. Sehen wir, was sich noch für eine solche Annahme beibringen lässt.

Zunächst gibt uns das in situ auf der zweiten Zone befindliche Netzwerk schon einige Hinweise; ich meine damit jene in Fig. 3 und 6 vorhandenen Fasern, deren eigentümliches Verhalten ich oben beschrieben habe, das erst verständlich wird, wenn man annimmt, dass diese Fasern umbiegen und sich in die Tiefe senken. Es ist das eine Erscheinung, die nur durch die Perspektive hervorgerufen wird. Infolge dieses Umbiegens fällt in allen Präparaten der äussere Rand etwas nach aussen ab und erhält dadurch ein keilförmiges, etwas zugespitztes Aussehen; man erkennt das besonders da, wo er etwas eingerissen ist, wie in Fig. 14. Auf der rechten Seite biegt die Risslinie der Unterfläche der zweiten Zone ohne Unterbrechung in die des Netzwerks und des Balkens um; an der höchsten Stelle ist die hier doppelt-contourirte Randlinie sichtbar, die glatt durchgerissen ist.

Dafür, dass das ganze Gebilde nur zufällig der zweiten Zone aufliegt, spricht ferner, dass das Randnetz so verschiedene Bilder aufweist. Bald ist es ganz vorhanden, so dass der äussere Rand eine nur wenig wellige Linie bildet, bald findet sich nur ein Teil desselben; hierbei erscheint dann der Raum zwischen Randlinie und äusserer Begrenzungslinie des Balkens verkürzt; die Randlinie ist dann nicht mehr gerade, sondern wellig; bei der Katze (cf. oben) sah ich in einem Präparat den äusseren Rand wie mit Stacheln besetzt. Schliesslich findet man auch Bilder, wo das Randnetz einfach gar nicht vorhanden ist, und die Membran nach aussen mit dem Balken abschliesst (Fig. 11). Diese drei Formen

treten nicht etwa je nach den einzelnen Windungen der Schnecke auf oder nur bei einzelnen Präparaten, sondern man kann sie fast in jedem etwas grösseren Stück der Membran oft dicht nebeneinnader, eine Form in die andere übergehend, beobachten. Liegt das Löwenbergsche Netz der zweiten Zone fest auf, so sollte man doch meinen, dass er hier eine bestimmte Lage einnehmen müsste. Die verschiedenen Bilder werden aber klar, wenn man annimmt, dass das ganze Netzwerk sich beim Umschlagen mehr oder weniger weit der Oberfläche der zweiten Zone aufgelegt hat.

An Querschnitten kann man aber auch direkt ein solches Umliegen erkennen, es sind das die Bilder, die bereits Kölliker und Löwenberg zur Annahme eines Blutgefässes verführt haben. In Flächenpräparaten wird wohl das Randnetz immer durch das Deckgläschen an die zweite Zone angedrückt, so dass kein derartiger Raum mehr da ist; in Querschnitten fällt dagegen dieser Druck hinweg, und es geht die zweite Zone in kreisförmigem Bogen in das auf ihrer Oberfläche befindliche Gebilde über.

Wie ich schon erwähnte, zeigt der Randstreifen in seinem Aussehen mancherlei Varianten, je nachdem man ihn von der Fläche oder von der Kante aus sieht. Jene doppeltcontourierte Randlinie, die das Randnetz und die zweite Zone nach aussen abschliesst, kann nur als der Randstreifen gedeutet werden, und zwar einmal aus dem Grunde, weil sich die Streifung der zweiten Zone bis an sie verfolgen lässt; zweitens ist es aber auch möglich, den Randstreifen beim Isolieren des Löwenbergschen Netzes darzustellen, während er vorher scheinbar nicht vorhanden war. Es ist mir dies in Fig. 7 und 15 gelungen. In Fig. 7 (vom Kaninchen) liegt er in seiner ganzen Breitenausdehnung da, in Fig. 15 (Katze) sieht man ihn dagegen von der Kante, er erscheint daher als eine hier doppeltcontourierte Linie von etwas welligem Verlauf. In beiden Figuren liegt ein Teil des Balkens und des Randnetzes noch auf der zweiten Zone, während

der andere umgeschlagen ist und neben der Membran liegt. Leider ist in Fig. 15 der direkte Übergang des Netzwerks vom Balken in den Randstreifen nicht sonderlich zu erkennen; es rührt das eben daher, dass der Randstreifen aufgeschlagen ist, und das, was sich noch an ihm ansetzt, in schiefer Ebene nach dem Balken hinunterzieht; es sind infolge dessen nur wenige Fasern angedeutet.

Alles, was sich in Präparaten, wo nur der Randstreifen erhalten ist, an diesem befindet, ist demnach nur das abgerissene Randnetz. Meistens sind immer einzelne, isolierte, oft auf den Randstreifen zurückgeschlagene Fasern vorhanden; oft aber auch noch Rudimente des Netzes; Barth sah in einem Präparat einmal drei Maschenreihen sich nach aussen zu an den Randstreifen ansetzen. Auch Böttcher hat das Randnetz in ziemlich erhaltenen Zustande an dem Randstreifen beobachtet.

In Querschnitten sieht man in der Regel das Randnetz nach oben zurückgeschlagen, oft derart, dass nur einzelne Fasern vorhanden sind; ganz andere Bilder erhält man aber, wenn man Schnitte gewinnt, die ungefähr parallel dem Modiolus verlaufen oder mit dem Radius der Schnecke einen dem Rechten sich nähernden Winkel bilden. Ein solches Präparat stellt Fig. 10 vor. Man sieht hier an das äussere Ende der zweiten Zone sich ein Netzwerk inserieren, das die direkte Fortsetzung der zweiten Zone ist, sich aber nach oben umschlägt.

In dem Sinne, dass die an dem Randstreifen sich ansetzenden Fäden Rudimente des Randnetzes sind, muss auch der Befund am äussern Rande der Cortischen Membran des Menschen gedeutet werden. Hier ist es mir noch nicht gelungen, das Löwenbergsche Fadennetz, das, der Analogie des übrigen Aufbaues der Membran nach zu schliessen, sicherlich hier auch vorhanden ist, aufzufinden. Stets erhält man nicht mehr, als den Randstreifen mit einigen Netzmaschen (vgl. Fig. 1). Die diese bildenden Fäden sind stark lichtbrechend und von sehr

verschiedener Dicke, und umschliessen verschieden grosse Maschenräume. Gegenüber dem Randstreifen erscheinen sie als die direkte Fortsetzung desselben, so dass die Annahme, der Randstreifen erscheine wie durchbrochen, ganz berechtigt ist, auch schliesst beim Menschen niemals die äussere Linie des Randstreifens glatt ab, vielmehr finden sich immer zwischen je zwei abgehenden Fasern Einbiegungen. In einem Präparate der Membran von einem 23jährigen Menschen war der Randstreifen als solcher nicht in der ganzen Ausdehnung am Ende der zweiten Zone vorhanden. Man hatte hier den Eindruck, als ob das Netzwerk an einigen Punkten sich direkt an die zweite Zone anschlösse.

Dafür, dass auch beim Menschen das Netzwerk sich weiter fortsetzt, hat Barth einen Nachweis in dem Präparat Fig. 2 gefunden, das von einem 6jährigen Kinde stammt. Es stellt einen Schrägschnitt aus der Schnecke vor, derart dass die Schnittrichtung dem Cortischen Organ ungefähr parallel verläuft. Unten sieht man eine Anzahl der äussern Cortischen Pfeiler, ganz oben ist die Membrana Reissneri. Dazwischen befindet sich nun die Cortische Haut mit ihrer zweiten Zone. Von der dem Cortischen Organ zugewandten Seite geht nun ein Maschenwerk ab, das sich nach aussen zu (im Schnitte nach links) fortsetzt und selbst noch da sichtbar ist, wo die Membran schon lange aufgehört hat. Diese Fortsetzung ist ebenfalls ein Netzwerk, von dem natürlich nur einzelne Teile erhalten sind, die aber wegen der Einbettung in Celloidin nicht herausfallen konnten. Es muss demnach auch beim Menschen das Netzwerk eine viel grössere Ausdehnung haben, als es den meisten Präparaten nach scheint, denn an der Stelle, wo in Fig. 2 die letzten Teile des Netzes noch sichtbar sind, hat das Cortische Organ längst aufgehört.

Wenn nun das ganze Löwenbergsche Netz, wie ich im Vorhergehenden gezeigt habe, als die direkte Fortsetzung des

Randstreifens der zweiten Zone betrachtet werden muss, so ist es ohne weiteres klar, dass wir damit die dritte Zone der Corti-schen Membran vor uns sehen, da in den Fällen, wo Randnetz und Balken der Membran auflagen, sich auch bei sorgfältigster Untersuchung des Randes der Membran kein Anhaltspunkt dafür finden lässt, dass sich eine anderweitige dritte Zone nach aussen zu ansetzt. Der grösste Beweis für die Identität der dritten Zone mit dem Löwenbergschen Netzwerk liegt in dem Umstand, dass die Membran bei unversehrtem Löwenberg-schen Netz (cf. Fig. 3 und 6) am Rande den Eindruck des Vollständigen macht. Hier fehlt nichts mehr.

Böttcher, Henle und Kölliker haben diese dritte Zone nur in Fragmenten vor sich gehabt, in grösserer Ausdehnung hat sie schon Barth gesehen, und zwar als direkte Fortsetzung der zweiten Zone. In Fig. 9 sieht man an der Spitze der zweiten Zone ein Netzwerk sich inserieren. das sich am Lig. spirale in der Gegend des Vas prominens verliert. Das Präparat stammt aus einer Kaninchenschnecke, die gehärtet, in Salzsäure entkalkt und dann in Celloidin eingebettet worden war. Die Schnecke war offenbar vor der Einbettung in der Gegend der mittleren Schneckenwindung etwas gedrückt worden, so dass die Crista spiralis dem Lig. spirale etwas genähert und die Membrana basilaris im Bogen nach unten gedrückt war. Die Cortische Membran war diesmal vom Labium vestibulare abgerissen und hatte sich, von ihrem Lager abgehoben, gegen die Reissner-sche Membran gedrängt und diese ebenfalls etwas mit in die Höhe gehoben. Das Cortische Organ ist in diesem Präparate mit der Membrana basilaris auch nach unten gedrängt und auf diese Weise nirgendswo mit dem Membr. tectoria in Verbindung. An die dem Lig. spirale genäherte Spitze der zweiten Zone setzen sich mehrere Fäden, die seitlich abgehende Fasern besitzen. Nach diesem Präparat kann also die natürliche Lage der dritten Zone resp. des Löwenbergschen Fadennetzes nicht

die Oberfläche der zweiten Zone sein, wie Löwenberg, Hensen und Retzius wollen. Ich werde diesen Punkt noch einmal weiter unten berühren.

Da die dritte Zone nun als die direkte Fortsetzung der zweiten angesehen werden muss, ist es von Interesse zu erfahren, wie sich die Richtung der Streifung in beiden Zonen zueinander verhält, wenn beide nicht auf-, sondern nebeneinander liegen. Ich habe gefunden, dass die Richtung der dritten Zone ungefähr die der zweiten fortsetzt. Liegen beide aufeinander, so besteht eine Kreuzung, doch kann man sich leicht durch einen einfachen Versuch davon überzeugen, dass die Kreuzung nur durch das Umschlagen hervorgerufen wird. Zeichnet man auf ein dünnes Stück Papier eine Anzahl schräg verlaufender, aber paralleler Linien und faltet das Papier nun so, das jede Linie halbiert wird und zur Hälfte auf die eine Seite, zur Hälfte auf die andere kommt, so nimmt man eine Kreuzung wahr, die je nach dem Winkel, den die Linien mit der Umschlagskante bilden, verschieden ist. In unserer Membran beträgt er meist annähernd einen rechten.

Zum Schlusse bleibt es mir noch übrig, auf einige scheinbar abweichende Bilder einzugehen. Über einige eigentümliche Formen des Randnetzes habe ich bereits gesprochen, sie sind einfach durch ein verschieden weites Zurückschlagen des Löwenbergschen Netzes zu erklären. — Die Beobachtung, die einst Kölliker und Böttcher gemacht haben, dass sich an dem Randstreifen gelegentlich längere Fasern vorfinden, lässt sich so deuten, dass sich von jenen dicken Fasern des Löwenbergschen Netzes einige losgerissen haben und nun als selbständige Gebilde imponieren. Ich habe solche Präparate noch nicht gesehen.

Ich wende mich nun zu der

Lage der Membran

innerhalb des Schneckenkanals. Nach den von mir untersuchten Präparaten schliesse ich mich über diesen Punkt im wesentlichen den Anschauungen Barths an.

Zur Zeit lässt sich über die Lage der Cortischen Membran nur eine annähernde Bestimmung geben. Die innere Zone würde darnach dem Labium vestibulare aufliegen, der Beginn derselben wäre dann in der Nähe des Abgangs der Reissnerschen Membran zu suchen. Die zweite Zone beginnt ohne Grenze in der Gegend der Huschkeschen Zähne, tritt über den Rand derselben hinweg und spannt sich meist in einem etwas nach oben geschweiften Bogen über den Sulcus spiralis internus hinweg; dann senkt sie sich auf das Cortische Organ herab, zieht sehr nahe über demselben hin, um sich dann allmählich, ungefähr an der äusseren Grenze der Haarzellen, zu einem äusserst feinen Netzwerk zu verdünnen, welches als dritte Zone den Claudiusschen Zellen direkt aufliegend, bis zum Lig. spirale reicht.

Das innere Ende der ersten Zone ist zweifellos in der Nähe der Abgangsstelle der Reissnerschen Membran befestigt. Diese Befestigung erscheint hier fester und widerstandsfähiger, als die der äusseren Zone; an Schnitten kann man so gut wie immer beobachten, dass die Membran an ihrer äussern Fixationsstelle abgerissen ist, während ihre innere Zone in der Regel noch mit dem Labium vestibulare in Verbindung steht. Zu dieser Befestigung trägt wohl hauptsächlich die Verdickung des innern Randes der Membran bei, der wohl etwas fester angeheftet sein dürfte, als die übrige Zone. Man kann das daraus schliessen, dass dieser Rand oft zurückbleibt, und dann der innere Rand der Membran wie abgerissen aussieht. Zur Erklärung einer solchen festern Anheftung des innersten Teiles der ersten Zone könnte man an eine Einklemmung zwischen Reissnerscher

Membran und Labium vestibulare denken. Weiterhin wird die Fixation der innern Zone, wenn auch wohl in geringerem Maasse, durch die zwischen ihr und Labium vestibulare befindliche Kittsubstanz bewirkt.

Während die Lage der innern Zone auf dem Labium allgemein anerkannt ist, bestehen über das Verhalten der zweiten Zone grosse Unklarheiten. Es ist das hauptsächlich daraus zu erklären, dass man die Membran nie in annähernd normaler Lage, selbst bei dem vorsichtigsten Präparationsverfahren, zu Gesicht bekommt. Meistens wird die Cortische Membran so gezeichnet, dass ihre zweite Zone bald als kolbige Verdickung, bald in spindelförmiger Gestalt mit zugespitztem Ende, frei über dem Cortischen Organ schwebend, in der Gegend der Hensenschen Stützzellen endigt. So lässt Retzius beim erwachsenen Kaninchen die Membran an einem Durchschnitt nach aussen sehr breit endigen, während alle Abbildungen der übrigen Säugetiere, ja selbst aus der Schnecke vom zehn Tage alten Kaninchen, wo das Cortische Organ so gut wie entwickelt ist, an der gleichen Stelle eine mehr oder weniger zugespitzte Form zeigen. Über diese Verdickung sagt Schwalbe: „Ich kann mir nicht verhehlen, dass mir Zweifel aufgestiegen sind in betreff der Realität der auffallenden Verdickung des freien Teils der Cortischen Membran. Middendorp gibt schon an, dass die Membrana Corti überall eine sehr geringe Dicke besitze. Mir will es nun in der That scheinen, dass die Dickenzunahme der Cortischen Membran in ihrem freien Teile nur eine scheinbare ist, bedingt durch teilweises Umliegen der zarten Membran auf die Fläche.“ Das Retziussche Präparat dürfte wohl am leichtesten so zu erklären sein, dass die Membran von der Fläche aus gesehen ist. Das konnte darum leicht passieren, da Retzius nicht eingebettet hat. Auch Barth spricht sich auf Grund einer grossen Anzahl von Präparaten gegen eine derartige Randverdickung aus. Ich habe bereits oben gezeigt, dass die eigen-

tümlichen Verhältnisse bei der Hensenschen Linie darauf hinweisen, dass die zweite Zone nach aussen hin sich keilförmig zuspitzt. Auch erhält man bei sehr feinen Schnitten thatsächlich keinen verdickten Rand; es zeigt die zweite Zone stets eine spindelförmige Gestalt.

Während Retzius eine Verdickung des Aussenrandes der Cortischen Membran annimmt, findet Hensen eine solche da, wo die zweite Zone beginnt, und zwar soll dieselbe wesentlich die Unterfläche der Zone betreffen. Hensen bringt sie mit seiner Theorie, nach welcher die Membran im Sulcus internus fixiert ist, in Verbindung. Von einem derartigen Aussehen der zweiten Zone finde ich weder bei andern Autoren eine Angabe, noch habe ich selbst etwas derartiges gesehen.

In Querschnitten trifft man die Membran innerhalb des Ductus cochlearis in sehr mannigfaltiger Lagerung an. Höchst selten gelingt es, die zweite Zone der Membran dem Cortischen Organ aufliegend zu finden, was oben als normale Lage angedeutet wurde; in der Regel ist sie von ihm abgehoben, und mit ihr auch die dritte Zone, und schwebt über ihm, oft parallel zur Membrana basilaris verlaufend, so dass die Richtung der ganzen Membran ungefähr die einer geraden Linie ist. Häufig erhebt sich das äussere Ende noch über diese Streckung hinaus, so dass die Membran einen nach oben offenen, stumpfen Winkel bildet. In solchen Fällen ist die Membrana Reissneri, wenn sie sich in der Nähe der Cortischen Membran befunden hat, mit in diese Lageveränderung hineingezogen. Hierbei liegt die Knickung der Membran mit Vorliebe in der Gegend des Überganges zwischen innerer und mittlerer Zone. Auch eine doppelte Biegung kann man nach Barth beobachten, so dass sich die Membran erst im Bogen hebt, um sich dann, kurz daran schliessend, wieder zu senken, so dass eine Form entsteht, die Ähnlichkeit mit einer Maurerkelle hat (cf. Fig. 9). Oft werden die beiden Biegungen sehr scharf ausgesprochen,

so dass sie wie zwei übereinanderliegende Falten erscheinen; ein andermal liegt die zweite Zone über der ersten (vgl. Fig. 19); es erinnert das sehr an das Umgeschlagensein der dritten Zone auf die zweite. In Fig. 19 ist auch letzteres der Fall; es liegt hier dritte Zone (Löwenbergsches Netz) auf zweiter, zweite auf erster. Reisst die Membran bei bestehender Fixation der dritten Zone am innern Rande ab, so kann man auch hier ein analoges Verhalten wahrnehmen, indem die erste Zone sich über die zweite nach oben hin verschiebt (vgl. auch Fig. 9). Man sieht also, dass die einzelnen Teile der Membran bei bestehender Fixation eines Randes eine grosse Neigung zum Umschlagen haben. Die Ursache dieser Erscheinung haben wir nach Barth darin zu suchen, dass in der Membran eine federnde Kraft liegt, welche derselben das Bestreben gibt, sich in ihrem äussern Teile zu erheben, so lange der innere in der normalen Lage festsitzt. Falls wir nun eine derartig federnde Kraft der Membran annehmen, müssen wir fragen, wodurch ist die Membran in ihrem äussern Teil fixiert; denn ohne eine derartige Fixation kann man sich wohl schlechterdings eine derartige Wirkung nicht denken. Etwas wird ja wohl die sich am Lig. spirale inserierende dritte Zone dazu beitragen, doch weisen verschiedene Umstände darauf hin, dass wir noch eine weitere Verbindung der Membran mit andern Teilen der Schnecke suchen müssen; und hier kann dann nur das Cortische Organ in Frage kommen.

Die Anschauungen über eine äussere Anheftung der Cortischen Membran haben sich im Laufe der Zeit seit der Entdeckung derselben durch Corti vielfach geändert. Im allgemeinen findet man jetzt die Meinung der verschiedenen Autoren dahin gehend, die Membran endige frei über dem Cortischen Organ, und ist man damit zu den Anschauungen Cortis und Reissners zurückgekehrt. Auch Henle und neuerdings auch Retzius und Schwalbe sprechen sich für diese Ansicht aus,

obwohl die beiden letztern auf Grund embryologischer Untersuchungen es nicht in Abrede stellen, dass im embryologischen Leben eine Verbindung zwischen Membrana tectoria und Cortischem Organ besteht. Retzius hat das bei Kaninchen- und Katzenembryonen als ziemlich sicher nachgewiesen. Es wäre ja möglich, dass sich die beim Embryo bestehende Verbindung beider beim Erwachsenen wieder löst. Aber es besteht ohne Zweifel auch bei diesen eine solche. Zu häufig gelingt es, Präparate zu erhalten, an denen Teile des Cortischen Organs, oft nur einzelne Zellen (Deitersche und Hensensche), oft aber auch das ganze Cortische Organ von der Membrana basilaris mit der Membrana tectoria gegen die Reissnersche Haut hin verschoben sind, in der Weise, dass diese Gebilde vollständig von der Membrana basilaris getrennt sind. Bei diesen Präparaten erhält man auch einen Eindruck davon, wie gross die Kraft sein muss, selbstverständlich im Vergleich zu der Grösse der Teile, welche die Membran in ihrer Lage erhält. Ein derartiges Abreissen deutet darauf hin, dass doch irgendwo eine Verbindung mit dem Cortischen Organ bestehen muss. Nicht so klar erscheint die Beantwortung der Frage, in welcher Weise eine derartige Befestigung am Cortischen Organ stattfindet, und wo diese an letzterem zu suchen ist. Nicht sehr wahrscheinlich ist es, dass die dritte Zone eine Verbindung vermittelt; diese beginnt erst hinter den Deitersschen Zellen; viel näher liegt es, an die Unterfläche der zweiten Zone zu denken, die ja eine Strecke über dem Cortischen Organ entlang zieht, was man auf glücklichen Querschnitten, die von älteren Embryonen stammen, sehen kann. Man könnte nun daran denken, dass die beiden Flächen einfach miteinander verklebt seien, aber viel wahrscheinlicher erscheint es, dass die Verbindung durch Fibrillen vermittelt wird. Es spricht für diese Anschauung der Befund, dass häufig an Präparaten, wo die Cortische Membran sich vom Cortischen Organ abgehoben hat, ohne Zellen mit-

zunehmen, am äussern Teil der mittlern Zone von der untern Fläche einzelne Fasern in unregelmässigen Stellungen abstehen, welche völlig Fibrillen gleichen. In andern Präparaten sieht diese Stelle rauh aus, wie zerrissen. In ähnlicher Weise sieht man auch oft von dem Cortischen Organ, von dem äussern Pfeiler an bis zu den Deitersschen Zellen, einzelne Fasern, wie abgerissen heraussstehen. In den Retziusschen Abbildungen ist das auch hie und da angedeutet. Was nun die Verbindungsstelle am Cortischen Organ angeht, so dachte Böttcher zuerst an den Härchenbesatz der äussern Deckzellen; diese Anschauung wurde indessen durch Hensen widerlegt, der nachwies, dass die abstehenden Fibrillen und der Härchenbesatz ganz verschiedene Bildungen sind. Später verlegte dann Böttcher die Anheftungsstelle in die Lamina reticularis; auch Kölliker hat sich für eine solche Ansicht ausgesprochen. Jedenfalls kann man heute noch kein bestimmtes Urteil über die Fixationsstelle am Cortischen Organ fällen. Aber auch die Stelle, von der die Fibrillen von der Membran nach dem Cortischen Organ hinziehen, dürfte sich zur Zeit noch nicht bestimmt angeben lassen; am ehesten scheint mir in der Hensenschen Linie, an der sich ja bei der Katze, wie ich oben zeigte, abgehende Fasern finden, ein Hinweis gegeben zu sein, wo wir an der Cortischen Membran den Fixationspunkt suchen müssen.

Ausser dieser Verbindung wird nun die zweite Zone auch noch durch die dritte Zone fixiert. Es ist klar, dass die beiden Momente der zweiten Zone eine ganz bestimmte Lage vorschreiben, die Barth sehr zutreffend als eine „Zwangslage“ charakterisiert hat. Unter diesen Umständen versteht man, dass, wenn die zweite Zone einmal aus ihrer Stellung befreit ist, ihre Gestalt eine so verschiedene sein kann. Zunächst erhebt sich die zweite Zone, wie ich schon oben bemerkt, in ihrer ganzen Ausdehnung, dann findet aber auch gleichzeitig eine Verschiebung ihrer Teile statt, so dass der äussere Rand mit der dritten Zone

nach oben wandert und oft sogar auf der Oberfläche der ersten Zone wie in Fig. 19 liegen kann.



Fig. I.

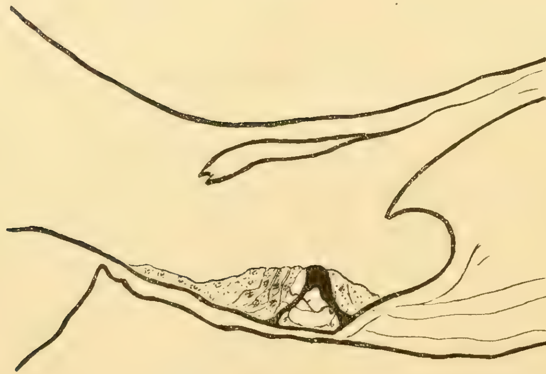


Fig. II.

Einen weiteren, dritten Beitrag zu dieser Zwangslage sieht Barth darin, dass die ganze Membran auch in radiospiraler Richtung gespannt ist. Es geht dies hauptsächlich aus der Beobachtung Böttchers hervor, dass die frische, isolierte Membran sich beträchtlich, ohne zu zerreissen, dehnen lässt.

Auch Barth hat diesen Versuch mit demselben Resultat angestellt. Mir ist bei frischen Präparaten die Isolierung auf grössere Strecken hin noch nicht geglückt; doch habe in Fällen, wo ich die Membran nach Entfernung der äusseren Schneckenwand mit der Nadel zu fassen vermochte, eine gewisse Dehnbarkeit beobachtet. Auch scheint mir noch folgendes sehr für eine radiospirale Spannung zu sprechen. Hat man nach Entfernung der äussern Schneckenwand die Membran an einer Stelle gelöst, so springt sie oft von selbst auf grössere Strecken hin ab; selbst noch dann, wenn die Schnecke einige Zeit bereits in Fixierungsflüssigkeit (Osmiumsäure) gelegen hatte.

Aus alledem geht hervor, dass die Membrana tectoria in sehr enger Beziehung zum Cortischen Organ steht, indem die von ersterer ausgeübte Zugrichtung auf letzteres übertragen wird. Nach Barth handelt es sich um eine indirekte Einwirkung auf die Cortischen Pfeiler. So sieht man in Präparaten, wo die Cortische Membran noch mit dem Cortischen Organ in Verbindung geblieben ist (vgl. Fig. I), dass der innere Stützpfeiler gerade gestreckt und nach aussen gezogen ist, der äussere dagegen ziemlich stark S-förmig gekrümmt erscheint und eine mehr senkrechte Stellung einnimmt. Anders wird dieses Verhalten der beiden Pfeiler, sobald sich die Membran vom Cortischen Organ losgelöst hat. Diesen Zustand stellt Fig. II dar. Es streckt sich dann der äussere Pfeiler und der innere richtet sich mehr auf, so dass beide Tunnelpfeiler ein fast gleichschenkliges Dreieck bilden. Auch die sich an die Pfeiler nach aussen zu ansetzenden Zellen beteiligen sich an dieser Aufrichtung. Inwieweit dieses Verhalten der Cortischen Pfeiler auf die thatsächlichen Verhältnisse zu übertragen ist, muss eine weitere Untersuchung zeigen. Jedenfalls erscheint die physiologische Bedeutung sowohl die der Membran als die des Cortischen Organs als eine viel kompliziertere, als man das bisher angenommen hat.

Was schliesslich die Lage der dritten Zone und die Beziehungen zu den benachbarten Teilen betrifft, so ist es eigentümlich, dass wohl von manchen Autoren diese dritte Zone in ziemlicher Vollständigkeit gesehen worden ist, wie z. B. von Böttcher, dass aber daraus keine weiteren Schlüsse gezogen worden sind, die meisten wissen nicht recht, was sie mit der dritten Zone überhaupt anfangen sollen und gehen mit Stillschweigen über diese Frage hinweg. Nur Böttcher spricht an einer Stelle seine Verwunderung darüber aus, welche Bedeutung wohl den Fäden, die man vom Randstreifen am äusseren Ende der zweiten Zone ausgehen sieht, zukomme. Er sagt darüber: „Jene Fäden, an deren Ursprung das Netzwerk zerstört ist, müssen daher ihrer Länge wegen weit über die Membrana reticularis hinausreichen. Und wenn dies der Fall ist, liegen nur zwei Möglichkeiten vor, entweder erstrecken sie sich über die Epithelzellen der Zona pectinata und stellen die zwischen den Claudiusschen Zellen verlaufenden Fasern dar- oder man hat in ihnen die durch die Claudiusschen Zellen tretenden Centralfäden, welche sich an die Membrana basilaris haften, vor sich.“ Aber an die Möglichkeit, dass sie noch weiter verlaufen könnten, hat Böttcher nicht gedacht.

Die Anschauung, dass die Cortische Membran an der Schneckenwand am Lig. spirale endige, ist ja eigentlich nicht neu; schon Claudius, Deiters und Löwenberg behaupteten dies; freilich stellten sie sich diese Endigung ganz anders vor; sie unterstellten einfach, dass die ganze Membran, ähnlich wie die Reissnersche Haut, den Ductus cochlearis durchziehe, eine Annahme, die Kölliker früher zur Aufstellung einer besonderen „Scala media“ Veranlassung gab. Von einer derartigen Lagerung kann keine Rede sein, wie man denn auch solche Bilder niemals zu Gesicht bekommt. Die Lage der dritten Zone ist nach Barth vielmehr folgende: Nachdem die Membran in ihrer zweiten Zone auf das Cortische Organ herabgetreten

ist, setzt sie sich in der dritten Zone als ein feines Netzwerk fort, das nun nicht etwa frei durch den häutigen Schneckenkanal zieht, wie man nach Fig. 9 glauben könnte, sondern unmittelbar den Zellen des Basilarmembran, d. h. den Hensenschen und Claudiusschen Zellen, und der Stria vascularis aufliegt, mit denen es wahrscheinlich verklebt ist. Die Endigung des Netzwerks ist wohl in der Gegend des Vas prominens des Lig. spirale zu suchen, genau diesen Endigungspunkt anzugeben, ist zur Zeit unmöglich; ebensowenig kann man auch die Lage der einzelnen Teile der dritten Zone näher bestimmen. Es wäre vielleicht denkbar — doch ist das eine blosse Annahme —, dass die normale Lage des Balkens hinter dem Hensenschen Stützzellenwulst zu suchen wäre.

Der Umstand, dass die dritte Zone so dicht den Zellen aufliegt, ist wohl auch der Grund, warum sie so oft übersehen worden ist. Es ist leicht zu verstehen, dass ein derartiges Flechtwerk, das dazu noch von sehr dünnen und feinen Fasern gebildet wird, bei Durchschnitten, welche die Zellen der Membrana basilaris senkrecht treffen, als hie und da zerstreute Punkte erscheinen muss, welche den Querschnitten der Maschen des Netzwerks entsprechen. Nicht oft wird es gelingen, eine Faser des Netzwerks so zu erhalten, dass sie der Schnittrichtung des Präparats parallel verläuft. In einem solchen Falle erscheint dann die betreffende Zelle von einem feinen Kutikularsaum bedeckt, der leicht der Beobachtung entgehen und schliesslich, auch wenn man ihn als Kutikularsaum erkannt hat, allein nicht viel zu bedeuten hat. Erst in Beziehung zur dritten Zone kann eine derartige Beobachtung eine richtige Verwendung finden. Und so wird man nicht fehlgehen, wenn man die Angabe Köllikers: „In der Gegend dieser Stria vascularis war das Epithel wie mit einem hellen Saum, vielleicht auch einer Kutikularbildung versehen,“ mit der dritten Zone in Verbindung bringt.

Zum Schluss muss ich noch zwei Punkte berühren, die eigentlich in die Einleitung gehören, die aber besser erst hier besprochen werden; es betrifft die Konsistenz und die Messung der Membran.

Aus dem Vorhergehenden ergiebt sich, dass eine Membran, welche in dieser Weise gespannt ist, keine schleimige Konsistenz, wie Hensen und Waldeyer wollen, haben kann. Diese Frage hat auch schon Böttcher eingehend besprochen; nach seinen Versuchen muss man der Membran eine grosse Elasticität nicht sowohl senkrecht zu den Fibrillen als ganz besonders in der Richtung dieser zuschreiben. Es geht das direkt aus den bereits oben erwähnten Dehnungsversuchen hervor. Eine solche Beschaffenheit der Membran kann man natürlich nur in ganz frischen Präparaten nachweisen; sobald die Schnecke älter ist, oder bereits Reagentien eingewirkt haben, ändert sich dies.

Ist die Membran einmal aus ihrer Lage gelöst, so sind alle Versuche nutzlos, sie messen zu wollen, um damit einen Rückschluss auf ihre wirkliche Ausdehnung während des Lebens zu ziehen. Alle Maasse werden in Anbetracht des Zurückschnellens der beiden äussern Zonen unrichtig ausfallen. Es betrifft das sowohl Dicken-, wie Quer- und Längenausdehnung. Erst ein Präparat, das die natürlichen Verhältnisse der Membran angiebt, so wie sie im Vorhergehenden geschildert werden, wird eine exakte Messung ermöglichen.

Am Schluss lasse ich eine kurze Zusammenfassung folgen:

Die Cortische Membran wird in drei Abschnitte „Zonen“ geteilt.

Die erste, „innere“ Zone ist dünn und zart und verändert sich im Verlaufe durch den Schneckenkanal sehr wenig; die zweite, „mittlere“ ist ziemlich dick und massig und nimmt von der Basis der Schnecke bis zur Spitze erheblich an

Breite zu; die dritte, „äussere" ist im Gegensatz zu den beiden ersten soliden Zonen durchbrochen und repräsentiert ein sehr dünnes, sehr leicht zerreissliches Netzwerk.

Den beiden ersten Zonen ist eine eigentümliche Streifung gemeinsam, die in der ersten Zone einen mehr tangentialen, in der zweiten Zone einen mehr radiären Charakter hat.

Der innere Rand schliesst mit einer glatten Linie ab, die verdickt ist. — Die Streifung der innern Zone reicht bis an den innersten Rand, doch ist eine Parallelstreifung nur beim Menschen zu konstatieren, bei Katzen, Hunden und Kaninchen findet sich nach innen zu von der Mitte der Zone ab ein feines, kleinmaschiges Netzwerk mit, die eigentliche Parallelstreifung der äussern Partie fortsetzenden dicken Fasern. — Die Streifung ist durch Fibrillen bedingt, die in sehr reichliche Kittsubstanz eingebettet sind. — Eine weitere Eigentümlichkeit der inneren Zone ist ein der Unterseite angehöriges, grossmaschiges Netzwerk, das in Bezug auf sein Aussehen bei verschiedenen Tierspecies sehr wechselt.

Betreffs seiner Erklärung weisen mancherlei Umstände (besonders das Überragen über den innern Rand darauf hin, dass man es hier mit einem der Membran selbst nicht angehörigen Gebilde, einer zwischen innerer Zone und Habenula salcata befindlichen Kittsubstanz zu thun hat.

Die Grenzlinie zwischen erster und zweiter Zone findet sich nur in gehärteten Präparaten und ist daher als Kunstprodukt aufzufassen; sie stellt eine Verdickung in der Kittsubstanz in der Gegend der Huschkeschen Zähne vor. — Die Streifung der Zone ist durch selbständige, isolierbare, ziemlich feste Fibrillen bedingt, die in „einer die Masse der Fibrillen etwas überwiegende, interfibrillären Substanz" eingebettet sind. — Die Streifung ist nicht auf eine Schicht beschränkt, sondern auf mehrere, dadurch entsteht eine scheinbare Kreuzung. Beim Kaninchen sind zwei Fibrillenschichten nachweisbar; eine, die der Oberfläche, eine, die der

Unterfläche angehört. Zwischen beiden findet man einen homogenen Raum. — Die Hensensche Linie ist beim Menschen ein breiter, der Unterfläche der zweiten Zone angehöriger Streifen, der ein selbständiges Gebilde zu sein scheint, aber auch bei verschiedenen Species wechselt. Die durch die Hensensche Linie bedingte Verschiedenheit des Aussehens der zweiten Zone verschwindet bei Druck auf die Membran mit dem Deckgläschen. Die Bedeutung der Linien ist zweifelhaft. Möglichkeit einer Verbindung mit dem Cortischen Organ.

An die zweite Zone setzt sich zunächst der Randstreifen, ein blasses, homogenes, sich wenig färbendes Band, an, der durch mehr oder weniger starkes Umschlagen auf die zweite Zone verschieden aussehen kann. — Am Randstreifen beobachtet man oft nach aussen abgehende Fasern, die sich gelegentlich verbinden und das Rudiment eines Netzwerks darstellen. — Der übrige Teil der dritten Zone ist, falls er vorhanden ist, in der Regel umgeschlagen und wird repräsentiert von dem Löwenbergschen Netzwerk. — Beim Menschen ist vom Verfasser das Löwenbergsche Netzwerk noch nicht gesehen worden, doch ist nach dem konstanten Vorkommen dieses Gebilde bei drei verschiedenen Tierarten der Schluss berechtigt, dass es auch beim Menschen vorhanden ist. Die an dem Randstreifen sich ansetzenden Fäden sind mit oben erwähntem Randnetz zu indentificieren.

Lage der Membran.

Zur Zeit ist nur eine annähernde Bestimmung der Lage der Cortischen Membran möglich.

Die innere Zone liegt dem Labium vestibulare auf, fixiert durch den innern verdickten Rand und die zwischen ihr und Labium vestibulare befindliche Kittsubstanz.

Über Gestalt und Lage der mittleren Zone herrschen sehr verschiedene Anschauungen. Die grösste Wahrscheinlich-

keit hat ein (auf dem Querschnitt) spindelförmiges Aussehen der zweiten Zone für sich; es besteht eine Verdickung in der Mitte, keine am äussern Rande, keine am innern. Die Lage der zweiten Zone ist eine sehr mannigfaltige; auf dem Cortischen Organ aufliegend — dies entspricht dem Normalen —, findet man sie sehr selten, gewöhnlich ist sie abgehoben, oft in eigentümlicher Weise (Fig. 19), derart, dass die zweite Zone das Bestreben zeigt, sich auf die erste Zone umzuklappen, ähnlich wie die dritte auf die zweite. Es ist aus diesem Verhalten zu schliessen, dass die Membran mit einer gewissen Spannung angeheftet ist. Hierzu ist ausser einer Fixation durch die dritte Zone eine Verbindung mit dem Cortischen Organe (Bedeutung der Hensenschen Linie) und eine Spannung in radiospiraler Richtung notwendig. Diese drei Faktoren halten die Membran in einer „Zwangslage" fest. — Durch ihre Verbindung mit dem Cortischen Organ übt sie eine Wirkung auf dieses aus, deren Einfluss an dem Verhalten der Cortischen Pfeiler wahrgenommen werden kann.

Die dritte Zone liegt als ein dünnes Netzwerk den Hensenschen und Claudiusschen Zellen dicht auf. In Schnitten durch die Schnecke findet man diese Zellen oft mit einem eigentümlichen hellglänzenden Saum versehen, der auf das Netz der dritten Zone zu beziehen ist. — Die übrige Partie verliert sich nach dem Vas prominens des Lig. spirale zu.

Die Membran hat keine schleimige Konsistenz, sondern ist sehr elastisch.

So lange es nicht möglich ist, die Membran in ihrer normalen Lage zu erhalten, sind alle Versuche nutzlos, sie messen zu wollen.

Schliesslich sei es mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. Barth für die gütige Überlassung der bezüglichen Litteratur sowie für die vielseitige Unterstützung bei dieser Arbeit meinen Dank auszusprechen.

Benutzte Litteratur.

Corti, Recherche sur l'organe de l'onïe des mammifères. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie III, S. 109. (1851.)

Reissner, Zur Kenntnis der Schnecke im Gehörorgan der Säugetiere und der Menschen. J. Müllers Archiv für Anatom. und Physiol. (1854.)

Claudius, Bemerkungen über den Bau der häutigen Spiralleiste der Schnecke. Zeitschrift für wissensch. Zoologie VII, S. 154. (1856.)

Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, 3. Aufl. (1859.)

Deiters, Beiträge zur Kenntnis der Lamina spiralis membranacea der Schnecke. Zeitschrift für wissensch. Zoologie X, S. 1. (1860.)

Kölliker, Entwicklungsgeschichte der Menschen und d. höheren Tiere. Leipzig. (1861.)

Kölliker, Der embryonale Schneckenkanal und seine Beziehungen zu den Teilen d. fertigen Cochlea. Würzburger naturw. Zeitschr. II, S. 1. (1861.)

Hensen, Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie XII, S. 481. (1863.)

Löwenberg, Beiträge zur Anatomie der Schnecke, Archiv f. Ohrenheilkunde, Bd. I. (1864.)

Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, 5. Aufl. (1867.)

Böttcher, Über Entwicklung und Bau d. Gehörlabyrinths nach Untersuchung an Säugetieren. (1869.)

Gottstein, Über den feinern Bau und Entwicklung der Gehörschnecke beim Menschen und den Säugetieren. Habilitationsschrift. (1871.)

Böttcher, Kritische Bemerkungen und neue Beiträge zur Litteratur d. Gehörlabyrinths. (1872.)

Hensen, Dr. A. Böttcher: Über Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinths nach Untersuchung an Säugetieren. Archiv f. Ohrenheilkunde, Bd. VI, S. 1. (1873.)

Henle, Handbuch d. systematischen Anatomie des Menschen, in drei Bänden, II. Bd., 3. Lieferung, 2. Aufl., S. 852. (1875.)

Retzius, G., Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Morphologisch-histologische Studien. Stockholm. (1884.) II. Bd.

Schwalbe, Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen. (1887.)

Barth, Beitrag zur Anatomie der Schnecke; die Membrana tectoria. Anatom. Anzeiger Nr. 20. (1889.)

Erklärung der Abbildungen.

Nr. 1—19 sind photographische Nachbildungen.

Nr. I und II sind Zeichnungen nach Präparaten aus einer Schnecke vom siebenmonatl. menschl. Embryo (nach Barth).

Bezeichnungen:

gr = Grenzlinie zwischen erster und zweiter Zone.
h = Hensensche Linie.
l = Fadennetz
b = Balken } des Löwenbergschen Netzwerkes.
r = Randnetz

Fig. 1. Membrana tectoria eines 53jährigen Mannes, Zupfpräparat, Behandlung mit Müllerscher Flüssigkeit, Überosmiumsäure, Hämatoxylin. System C (Zeiss), Projections Ocular 2. Camera = 450 mm lang.

Fig. 2. Membrana tectoria eines 6 jährigen Kindes. Schnitt durch die Schnecke. Palladiumchlorid $^1/_4$ %, Acid. chromic., Acid. muriatic. System C, Proj. Oc. 2, Camera 450. (Nach einem Präparate von Herrn Prof. Barth.)

Fig. 3. Membrana tectoria des Kaninchens, Zupfpräparat, Osm., Alk., Häm. Syst. C, Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 4. Membrana tectoria des Kaninchens, Zupfpräparat. Dasselbe Präparat wie Fig. 3. Ap.(ochromat. Zeiss) 4,0; Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 5. Membrana tectoria des Kaninchens, Zupfpräparat. Osm., Häm. Ap. 4,0; Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 6. Membrana tectoria des Kaninchens, Zupfpräparat; dasselbe Präp. wie Fig. 3 und 4. Ap. 4,0; Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 7. Membrana tectoria des Kaninchens, Zupfpräparat. Osm. Häm. Ap. 4,0; Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 8. Löwenbergsches Netzwerk des Kaninchens, isoliert aus einem mit Osmium u. Hämatoxylin behandelten Zupfpräparat; Ap. 4,0, Proj. Oc. 2, Cam. 450.

Fig. 9. Membrana tectoria des Kaninchens, Schnitt aus einer Schnecke; $^1/_4$ % Chromsäure, Acid. muriatic., Saffranin; Ap. 4,0, Proj. Oc. 2, Camera 450. (Nach einem Präparate von Herrn Prof. Barth.)

Fig. 10. Membrana tectoria des Kaninchens, Schnitt aus einer Schnecke; Behandlung und Vergrösserung wie Nr. 9. (Nach einem Präparate von Herrn Prof. Barth.)

Fig. 11. Membrana tectoria einer jungen Katze, Zupfpräparat; Osm., Häm.; Syst. C, Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 12. Membrana tectoria einer Katze, Zupfpräparat, Osm., Häm.; Syst. C, Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 13. Membrana tectoria der Katze, Zupfpräparat, Osm., Häm.; Ap. 4,0, Proj. Oc. 2, Camera 450. In Betreff der Bezeichnungen h^1 und h^2 siehe den Text.

Fig. 14. Membrana tectoria der Katze, Zupfpräparat; Osm. Häm.; Ap. 4,0, Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 15. Membrana tectoria der Katze, Zupfpräparat; Osm., Häm.; Ap. 4,0, Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 16. Membrana tectoria des Hundes, Zupfpräparat; Osm., Häm.; Syst. C, Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 17. Membrana tectoria des Fuchses, Zupfpräparat; Müllersche Flüssigkeit, Alk. Häm.; Ap. 4,0, Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 18. Membrana tectoria des Fuchses, Zupfpräparat; Behandlung wie in Fig. 17; Syst. C, Proj. Oc. 2, Camera 450.

Fig. 19. Membrana tectoria des Meerschweinchens; Chromsäure und Palladiumchlorid, Alk., Salzsäure; Blauholz-Eosin; Ap. 4,0, Proj. Oc. 2, Camera 450. (Nach einem Präparate von Herrn Prof. Barth.)

DER

UTERUS POST PARTUM. I.

VON

PROF. H. STRAHL,

MARBURG.

Mit 2 Fig. auf Taf. XXIII.

Die letzten Jahre haben, wie bekannt, eine grössere Reihe von Arbeiten über die vergleichende Anatomie der Placenta gebracht. Gleichzeitige Mitteilungen über die Umwandlungen, welche der Uterus bei Tieren nach der Geburt durchmacht, fehlen dagegen fast ganz. Mir sind aus der neueren Litteratur eigentlich deren nur zwei bekannt geworden: die eine stammt von Fleischmann (Embryologische Untersuchungen, Heft 1, Wiesbaden 1889, p. 70) und erscheint mehr als gelegentliche Notiz. Fleischmann berichtet, dass bei der Katze 10 Tage nach dem Wurf die Wand des Tragsackes „nur noch aus seiner Muskelwand besteht, deren innere Fläche Bindegewebe überzieht. Dasselbe ist stark mit Lymphe infiltriert und birgt teilweise noch Reste von Drüsen, die sich abkapseln und zerfallen; aber seine freie Oberfläche ist nicht vom Epithel überzogen."

Nach meinen eigenen Erfahrungen kann ich diese Angabe nicht ganz bestätigen, es hat der Uterus der Katze in der genannten Zeit eine sehr wohl erhaltene Schleimhaut mit einem durch die ganze Lichtung reichenden Epithel, das nur an den Placentarstellen noch defekt ist.

Auch der Uterus der Hündin, von dessen Veränderungen post partum mir eine vollkommene Reihe von Stadien vorliegt, die mit der Zeit unmittelbar nach dem Wurf beginnt und bis zum Eintreten der neuen Brunst reicht, — fast von Woche zu Woche, in den ersten Tagen nach dem Wurf sogar von Tag zu Tag, kann ich hier die Umbildungen verfolgen — zeigt nichts derart. Auch hier ist unmittelbar post partum eine vollkommene Epitheldecke vorhanden, die nur an den Placentarstellen unter-

brochen ist. Von dem der Katze unterscheidet sich übrigens der Uterus der Hündin auch post partum ebenso gut, wie man die beiden Placentarformen unterscheiden kann; es sind sowohl das makroskopische Aussehen, wie die mikroskopischen Bilder vollkommen verschieden. Der Uterus der Hündin ist charakterisiert durch eine höchst auffällige Fettbildung in den Epithelien der Oberfläche, welche in ihren letzten Resten fast bis zur ersten neuen Brunst nachweisbar ist.

Eine andere Mitteilung rührt von Duval her und betrifft den Uterus der Nager; sie findet sich in den Comptes rendus de la société de biologie (Ser. IX., Tom. II, 1890) und ist wohl auch nur als eine vorläufige anzusehen, denn sie führt nur die Ergebnisse der betreffenden Untersuchungen an, ohne näher darzustellen, auf welchem Wege sie gewonnen sind, ohne eingehendere Schilderung der Objekte.

Duval bezeichnet als das wesentliche Resultat seiner Arbeit, dass bei Maus und Ratte nach dem Wurf ein Epitheldefekt in der Uterusschleimhaut sich finde, der dann weiterhin nicht von den Uterinepithelien, sondern aus dem Bindegewebe der Schleimhaut gedeckt wurde. Er findet dies Ergebnis selbst sehr auffällig und sucht nach einer Erklärung desselben. Er glaubt diese dadurch geben zu können, dass das Epithel des Uterus als von den Müller'schen Gängen stammend, seiner Natur nach mesodermal sei und demnach anders, als andere Epithelien; so sei es denn auch erklärbar, dass die Regeneration desselben durch die ebenfalls mesodermalen Bindegewebszellen erfolgen können. Vom theoretischen Standpunkt aus würde sich ja diese Angabe von Duval diskutieren lassen; ich halte sie aber nicht für ausreichend erwiesen.

Ich habe selbst die Uteri einer ganzen Reihe von Tieren in den verschiedensten Intervallen nach dem Wurf in der letzten Zeit untersucht, darunter auch eine grössere Zahl von weissen Mäusen, und glaube, dass die Thatsachen der Beobachtung,

die man bei der Betrachtung der Objekte feststellen kann, eine andere einfachere Deutung zulassen, als die von Duval gesuchte, eine Deutung, die mit den bisher unter ähnlichen Verhältnissen gefundenen besser übereinstimmt.

Ich nehme an, dass die Regeneration des Epithels im Uterus der Maus post partum durch das Epithel erfolgt und werde im Folgenden die Belege für diese Annahme geben.

Tötet man weisse Mäuse in den Tagen nach dem Werfen, so erkennt man meist unschwer die Stellen, an denen die Föten gesessen haben, als kleine Anschwellungen; die Uteri unmittelbar nach der Geburt und am ersten Tage post partum sind immer ziemlich stark an Volum, die Schleimhaut im Inneren in dicke Falten gelegt. Eröffnet man ein Horn, so erkennt man die Placentarstelle als einen kleinen unregelmässig gestalteten Fleck an der mesometralen Seite.

Für die Untersuchung der Placentarstellen hat es sich mir am vorteilhaftesten erwiesen, wenn ich die Uteri möglichst rasch — zumeist in konzentrierter wässriger Sublimatlösung mit Essigsäurezusatz — fixierte, und dann in kleine Stücke zerlegte, von denen jedes eine Placentarstelle enthielt. Diese Stückchen wurden dann in Schnittserien zerlegt, deren mittlere Schnitte die Placentarstelle enthalten mussten.

Die Untersuchung solcher Präparate hat mich, wie gesagt, zu dem Ergebnis geführt, dass die Regeneration der Placentarstelle durch Wucherung der Uterinepithelien stattfindet, eine Umwandlung von Bindegewebszellen in Epithelien für den genannten Vorgang anzunehmen, bin ich nicht in der Lage.

In den Figuren 1 und 2 gebe ich einen Querschnitt durch einen Uterus mit Placentarstelle vom dritten Tage nach dem Werfen bei schwächerer Vergrösserung und eine ebensolche Placentarstelle allein stärker vergrössert wieder.

Trotz schwacher Vergrösserung lässt die Figur 1 den mit

Epithel überzogenen Teil der Uteruswand deutlich gegenüber der epithelfreien Placentarstelle (*Pl. St.*) erkennen.

Die Placentarstelle nimmt fast den gesamten gegen das Mesometrium gelegenen Teil der Uteruswand ein. Während die Wand der Uterinhöhle sonst von hohen cylindrischen Zellen ausgekleidet wird, ist hier die Abgrenzung gegen das Lumen zur Zeit noch durch niedrige Bindegewebszellen geliefert.

Die Figur zeigt nun ferner, dass die Epithelien, soweit vorhanden, in lebhaftester Vermehrung begriffen sind; ich habe die in Teilung begriffenen Kerne als kleine schwarze Flecke in die Figur eingetragen, man zählt deren auf dem vorliegenden Schnitt neun, und es sind dabei die sich wenig intensiv färbenden Anfangs- und Endstadien der Mitose nicht mitgerechnet, welche sich ebenfalls in verschiedenen Exemplaren im Schnitt vorfinden.

In annähernd ähnlichen Verhältnissen beobachtet man nun die Erscheinungen der Kernteilung an den übrigen Schnitten der Reihe; nicht nur auf der Oberfläche allein, sondern auch in den sich neubildenden Uterindrüsen beobachtet man dieselben, so dass man sagen darf, dass die gesamten Zellen der Epithelschicht in lebhafter Vermehrung begriffen sind.

Wie nimmt sich nun dem gegenüber der Bau der Placentarstelle aus? Die Epithelien fehlen hier noch und der Abschluss der Wand gegen das Lumen wird, wie eben gesagt, von Bindegewebszellen hergestellt.

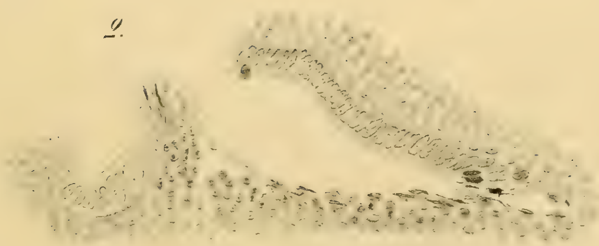
Bei stärkerer Vergrösserung sieht man (Fig. 2), dass dieselben verschieden geformt sind: zum Teil platt, wie die oberflächlichen in der Mitte, dann nach links stärkere, dickere und am Rande des Defektes gehen diese in höhere schmale Zellen über, welche sich unmittelbar an die Cylinderepithelien anschliessen.

Ich habe mir aber vergebliche Mühe gegeben, eine Über gangsform zwischen Epithelien und Bindegewebszellen zu finden,

1.



2.



aus der ich erschliessen könnte, dass die letzteren in erstere übergehen; denn dass die Bindegewebszellen, die sich in Form und Färbbarkeit ihrer Kerne sehr wohl von den Epithelien unterscheiden lassen, etwa deshalb in Epithelien sich umwandeln sollten, weil sie Cylinderform besitzen vermag ich nicht zuzugeben, das gleiche sehen wir ja doch überall da, wo z. B. Leukocyten durch Cylinderepithelien durchwandern; auch hier nehmen dieselben Cylinderform an.

Nimmt man also zusammen, dass einerseits an der Placentarstelle Übergangsformen zwischen Bindegewebszellen und Epithelien fehlen, andererseits in dem Uterusepithel eine lebhafte Vermehrung der Epithelzellen beobachtet wird, so ist wohl der Schluss berechtigt, dass der Epitheldefekt an der Placentarstelle durch seitliches Vorschieben des Epithels über den epithelfreien Abschnitt verwirkt wird.

Es wäre das ein Vorgang, wie er bei der Ersetzung von Epitheldefekten wenigstens in mancher Beziehung ähnlich auch an anderen Stellen beobachtet ist. Ich erinnere z. B. an die neueren Untersuchungen über die Heilung von Cornealwunden, durch welche ebenfalls mit Hilfe der Mitosen nachgewiesen wurde, auf welche Weise der Defekt geschlossen wird. Auch hier werden die Epithelien — allerdings ektodermale — von den Seiten über die Lücke hinübergeschoben, das fehlende Material wird auch hier durch mitotische Vermehrung des vorhandenen ersetzt. (Vergl. Peters: Über die Regeneration des Epithels der Cornea. Diss., Bonn 1885.)

Bemerkt sei übrigens, dass die Vermehrung der Epithelien erst einige Tage post partum eintritt, wenn die gesamte Uteruswand sich bereits wieder etwas verkleinert und verdünnt — vielleicht darf man auch sagen erholt — hat. Am ersten und Anfang des zweiten Tages nach dem Wurf ist der Uterus noch ziemlich stark, seine Schleimhaut in reichliche Falten gelegt;

in dieser Zeit suche ich vergeblich nach Mitosen. Dann kommt das Stadium der Epithelvermehrung, in ganz kurzer Zeit wird durch dieselbe der Defekt geschlossen.

Auch dann hört übrigens die Vermehrung der Epithelien nicht auf, man findet immer noch in Teilung begriffene Kerne vor und man darf wohl annehmen, dass das so gelieferte neue Zellmaterial zur Neubildung der Drüsen verwendet wird.

Im Gegensatz zum Uterus der Hündin findet man bei der Maus unmittelbar post partum in der Nähe der Placentarstelle kaum eigentliche Drüsen in der Uteruswand vor, sondern sieht auf den Durchschnitten nur breite, grubige Vertiefungen, welche den Faltungen der Wand entsprechen. Nur hie und da erinnert ein kurzer Anhang am Epithel an das Vorkommen tubulöser Drüsen.

Das Verhalten der Drüsen in dem Uterus der Hündin ist insofern von dem eben beschriebenen total verschieden, als hier die Drüsen in ihren tieferen Teilen während der Trächtigkeit namentlich unter der Placentarstelle in grosser Mächtigkeit erhalten bleiben und wenn dann der Eisack ausgestossen wird, so ist auch an der Placentarstelle gleich wieder eine Drüsenschicht vorhanden.

Auch bei der Maus findet man mit der sehr rasch eintretenden Verkleinerung des Uterus auch bald wieder kurze Drüsenschläuche vor, zuletzt in der Umgebung der Placentarstelle. Dieselben nehmen ihren Ursprung, indem Epithelzapfen oder Röhren sich in die Tiefe senken; sobald man solche einmal sieht, erkennt man in den Epithelien derselben, die niedriger sind, als das Oberflächenepithel, zahlreiche Mitosen; das Epithel wächst also dann durch Vermehrung im Bereiche des Drüsenschlauches. Ob zugleich eine weitere Einbuchtung von Oberflächenepithel stattfindet, ist mit Sicherheit schwer festzustellen, dürfte aber zu vermuten sein, da ja auf der freien Fläche sehr

reichlich Epithel vorhanden ist, diese Fläche sich zusehends verkleinert und man doch eigentlich von zu Grunde gehenden Zellen kaum etwas sieht.

Erwähnt sei noch, dass man im Bindegewebe der Schleimhaut in wechselnder Menge Zellen findet, die mit den Resten zerfallender roter Blutkörperchen beladen sind. Die Zahl derselben ist aber ganz unverhältnismässig viel geringer als im Uterus der Hündin oder Katze aus entsprechender Zeit.

Es läuft der ganze Prozess der Rückbildung bei den Nagern, soweit meine bisherigen Untersuchungen reichen, in wenigen Tagen ab; es hängt dies wohl zum Teil zusammen mit dem Verhalten der Eikammern gegen Ende der Tragzeit; dieselbe wird ganz von Epithel ausgekleidet und die Haftstelle der Placenta ist relativ klein. Demgemäss ist post partum eine fast vollkommene mit Epithel bedeckte Schleimhaut vorhanden und der Defekt an der Placentarstelle so klein, dass zu seiner Überbrückung durch die Epithelien nur wenig Material und demgemäss, da dieses bald durch Vermehrung der Zellen geliefert wird, auch nur wenig Zeit nötig ist.

So erklärt es sich auch, dass bei einzelnen der Nager auf den Wurf alsbald eine neue Tragperiode folgen kann; der Uterus bedarf eben einer ausgiebigeren Reparation nicht.

In ganz anderem Bilde verläuft die Regeneration der Uterusschleimhaut bei den Raubtieren. Ich habe über diese sehr eingehende Untersuchungen anstellen können und hoffe, bald in der Lage zu sein, auch über diese genauer berichten zu können.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Querschnitt durch den Uterus der weissen Maus etwa 3 Tage post partum. Die Innenfläche des Uterus ist mit einem hohen Epithel ausgekleidet, in dem sich zahlreiche in der Figur schwarz angegebene Mitosen finden. An der Placentarstelle (*Pl. St.*) fehlt das Epithel noch. Ganz schwache Vergr.

Fig. 2. Placentarstelle, stärker vergrössert; zeigt die Beziehungen der Bindegewebszellen, welche die Placentarstelle decken, zu den Uterinepithelien.



UBER

DOTTERSACKSRESTE BEI REPTILIEN.

VON

PROF. H. STRAHL,
MARBURG.

Mit 3 Fig. auf Taf. XXIV.

In Band 2 Heft 4 der anatomischen Hefte berichtete C. Bersch über Untersuchungen, die wir gemeinsam über die Rückbildung des in die Leibeshöhle aufgenommenen Dottersackes von Lacerta agilis angestellt hatten. Abgesehen von denjenigen Vorgängen der Rückbildung, welche sich nur im mikroskopischen Bilde feststellen lassen, machte er auf einen eigentümlichen, mit der Lupe, eventuell sogar mit unbewaffnetem Auge zu beobachtenden Zusammenhang des Dottersackes mit der Harnblase, aufmerksam.

Es ist dieser Zusammenhang kein direkter, sondern er wird vermittelt durch einen Zapfen, der der Kuppe der Blase aufsitzt und den wir Harnblasenzapfen nannten. Wir haben diesen Zusammenhang genauer beschrieben, waren aber mangels Materiales nicht in der Lage, bestimmen zu können, auf welchem Wege derselbe sich herstellt; wir vermuteten aber, dass er entsteht durch die Beziehungen, welche Dottersack und Allantois in den distalen Enden ihrer Gefässsysteme bei Reptilien mit einander eingehen.

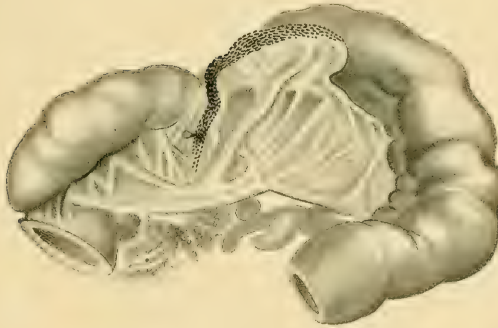
Dass unsere Vermutungen richtig waren, hat schneller, als wir hoffen durften, eine Bestätigung erfahren durch Beobachtungen, welche Giacomini, dem wir eine Reihe ausgezeichneter Untersuchungen über Reptilien-Entwickelung verdanken, an Embryonen von Lacerta muralis anstellen konnte. Er fand (Nuovo contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei Rettili. Mon. zool. ital. 31. Aug. 1893.) hier, dass ein Teil

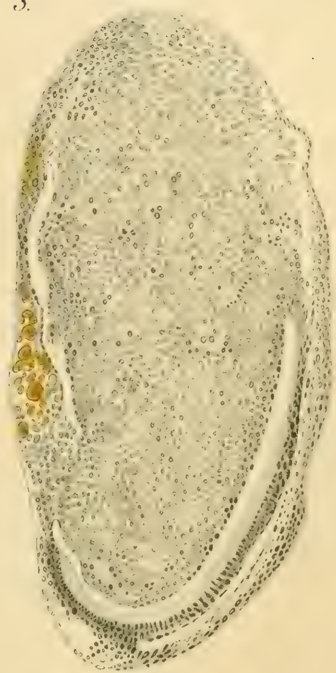
der Allantois mit dem Dottersack in die Leibeshöhle aufgenommen und dass auf diesem Wege der Zusammenhang zwischen Dottersack und Harnblase hergestellt wird. Ebenso erhalten sich die Beziehungen der Gefässsysteme der beiden Gebilde.

Ich habe nun im verflossenen Frühjahr Gelegenheit gehabt, einige weitere Beobachtungen und Ergänzungen über das Verhalten des in die Leibeshöhle aufgenommenen Dottersackes zu machen, die ich mir im Folgenden kurz mitzuteilen erlaube, da ich voraussichtlich doch in der nächsten Zeit nicht Gelegenheit haben werde, auf den fraglichen Gegenstand zurückzukommen.

Zuerst muss ich unsere früheren Mitteilungen über die Zeit der Erhaltung des Dottersackes erweitern. Wir hatten an unseren im vorigen Herbst gefangenen und längere Zeit im Terrarium gehaltenen Tieren gefunden, dass bei diesen sich im Laufe einiger Wochen der Dottersack zurückbildet. Nun sehe ich aber bei einer grösseren Reihe von jungen Tierchen, welche in diesem Frühjahre gefangen waren, dass der Dottersack noch ausnahmslos vorhanden ist; es walten demnach hier die gleichen Verhältnisse ob, wie sie Mitsukuri für japanische Schildkröten beschrieben hat. Es muss also die von uns im vorigen Herbst beobachtete Rückbildung eine raschere gewesen sein, als sie den Tierchen in der Norm zukommt. Dass dieselbe allein durch den Aufenthalt im Terrarium bedingt wäre, möchte ich nicht annehmen, denn bei Tieren, welche wir im Frühjahr reichlich eben so lange und unter annähernd gleichen Lebensbedingungen im Terrarium hielten, hatte eine entsprechende Reduktion keineswegs stattgefunden.

Ich habe daraufhin dann auch bei älteren Tieren nachgesehen, wie weit man bei diesen die Existenz des Dottersackes nachweisen kann; dabei hat sich dann herausgestellt, dass man bei solchen Tieren zwar vielfach vergeblich sucht, dass aber doch auch in nicht ganz seltenen Fällen sich noch beim vollkommen ausgewachsenen Tier ebenso wie im Harnblasen-







Lith. Anst. v. C. Voige, Göttingen.

Verlag v. J. F. Bergmann in Wiesbaden.

zapfen die letzten Reste der Allantois, so am Mesenterium die Überbleibsel des Dottersackes erkennen liessen. Dieselben fanden sich in einer Reihe von Fällen als ein eigentümlicher schwarz pigmentierter kleinerer Anhang am Mesenterium an genau der gleichen Stelle, an welcher man in jüngeren Stadien den Dottersack sitzen sieht. Die Pigmentierung ist eine tief dunkle, ein besonderer Knopf am freien Ende des Stieles kann vorhanden sein oder kann fehlen.

Die Länge des Divertikelchens ist verschieden; sie ist nicht abhängig von der Grösse des Tieres; auch der Pigmentgehalt wechselt; bisweilen, allerdings selten, ist ein Teil des Stieles pigmentfrei.

Das letzte Entwickelungsstadium, welches ich beim erwachsenen Tier fand, ist in Figur 1 abgebildet. Die Figur giebt einen Teil einer Darmschlinge mit zugehörigem Mesenterium wieder; das letztere ist nach oben in eine Falte erhoben, die einen Teil der Darmschlinge zudeckt. Auf dem Mesenterium sitzt in ganz ähnlicher Weise, wie wir es früher (l. c. Fig. 2) für ganz junge Tiere beschrieben und abgebildet haben, ein kurzer tiefschwarzer Anhang auf, der sich in ein knopfförmiges Ende und einen dünneren Stiel gliedert. Von dem Stiel aus geht eine breite Pigmentstrasse auf das Mesenterium über, eine Strasse, die ich in dieser Weise übrigens nur in dem einen vorliegenden Falle sah. Der kleine Zipfel ist, wie aus seinen Lagebeziehungen zu Mesenterium und Darm mit Sicherheit hervorgeht, der letzte Rest des Dottersackes.

Wie derselbe sich im mikroskopischen Bilde ausnimmt, zeigt Fig. 2, welche einen der mittleren Schnitte einer Serie wiedergiebt, die wir durch den kleinen Zapfen hindurch legten. Der Schnitt zeigte einen stark pigmentierten Zapfen, dessen oberes freies Ende in eine kleine Kugel ausgeht. An dieser lässt sich ein stärkerer fester gefügter und dunklerer Rand noch von einer

lockereren und weniger pigmentierten Mitte unterscheiden; einen eigentlichen Hohlraum vermag ich jedoch nicht zu erkennen.

Auch der Stiel zeigt sich aus starken und minder stark pigmentierten Bindegewebszellen zusammengesetzt und entsprechend dem makroskopischen Bilde finden sich auch in dem gefalteten Mesenterium selbst vielfach Pigmentzellen, welche ebenso, wie diejenigen im Dottersack, breit und schollig erscheinen, viel stärker als man dieselben in früheren Stadien bei jungen Tieren findet.

Bemerkenswert ist, dass die bei *a* gezeichnete, stark gewundene Arterie, sich auf den verschiedenen Schnitten der Serie noch bis in den Stiel des Dottersackes hinein verfolgen lässt und sich so unzweifelhaft als zu diesem gehörig dokumentiert, wenn auch ihr weiterer Verlauf in dem Dottersack selbst des starken Pigmentgehaltes halber undeutlich wird.

Versuche, festzustellen, wie bei anderen unserer einheimischen Reptilien sich der Dottersack verhält, haben bislang mangels Materiales nur zu spärlichen Ergebnissen geführt. Bei einer Reihe von Exemplaren von Lacerta vivipara verschiedenen Alters habe ich vergeblich nach Resten des Blasenzapfens und des Dottersackes gesucht. Es würde das vielleicht daraus zu erkennen sein, dass die Tiere nicht nur im Terrarium, wie ich früher beschrieb, sondern auch im Freien Allantois und Dottersack beim Ausschlüpfen abwerfen. Doch ist die Zahl der untersuchten Tiere bis dahin nicht gross und muss ich daher die endgültige Beantwortung der Frage offen lassen.

Immerhin sei namentlich in Bezug auf die von H. Virchow geäusserten gegenteiligen Vermutungen darauf hingewiesen, dass neuerdings auch Giacomini für Seps. chalcides (l. c.) beschreibt, dass hier ebenfalls der Dottersack beim Ausschlüpfen der Jungen abgeworfen wird.

Auch bei den Jungen von Anguis fragilis, welche im Herbst geboren werden, erhält sich der Dottersack mindestens bis zum

nächsten Jahr. Das Bild desselben auf Schnitten weicht nicht unerheblich von demjenigen ab, welches Lacerta agilis aufweist. Ich gebe deshalb in Fig. 3 die Abbildung vom Durchschnitt des Dottersackes einer im Frühjahr gefangenen jungen Blindschleiche. Im Gegensatz zu den Dottersäcken von Lacerta agilis fehlte hier — wie auch makroskopisch bereits festzustellen — jede Spur von schwarzem Pigment.

Dagegen waren zahlreiche Zellen mit gelben Schollen vorhanden, die man nach dem, was durch die Untersuchungen von Bersch für Lacerta festgestellt ist, wohl ohne Bedenken für in der Resorption begriffenen Dotter erklären kann. Auch die kleinen Zellen der sehr starken Wand sind zu grossem Teil mit allerfeinsten blassgelben Körnchen gefüllt, die wir aber in unserer Figur nicht angegeben haben.

Der Stiel des Dottersackes enthält Gefässlumina, deren Verzweigung im Dottersack sich verfolgen lässt. Als auffälligster Unterschied gegenüber Lacerta agilis ist das Verhalten des Dottersackepithels zu verzeichnen; wie Fig. 3 aufweist, ist in einem nicht unbedeutenden Teil der Dottersackswand ein hohes gleichmässiges Cylinderepithel, ähnlich dem des Darmes vorhanden.

Das Lumen des Dottersackes liegt, ebenso wie bei Lacerta excentrisch. Die dickere Wand lässt einen Aufbau aus Falten, wie wir ihn für Lacerta beschrieben haben (l. c.) nicht erkennen, sondern bildet ein festes, aus kleinen polygonalen Zellen bestehendes Polster, an dessen Oberfläche eine Epithelschicht nicht nachweisbar ist. Die Cylinderepithelien überkleiden die gegenüberliegende dünne Wand. Freie parablastische Zellen im Inneren des Dottersackes konnte ich nicht finden.

In anderen Fällen weicht das Bild etwas von demjenigen ab, dass in der Figur wiedergegeben. Es liegt das Lumen dann nicht ganz so excentrisch und ist verhältnismässig klein und sichelförmig gebogen. Eine Epithelschicht lässt sich auch hier

an der konkaven Seite der Sichel nachweisen, allerdings nicht ganz so hoch und gleichmässig, wie bei dem abgebildeten Exemplar.

Ob bei älteren Blindschleichen sich noch Reste des Dottersackes finden, beziehungsweise wann derselbe schwindet, haben wir bis dahin nicht feststellen können; ebensowenig, wie das Verhalten desselben bei anderen Reptilienformen ist.

Figuren-Erklärung.

Fig. 1. Darmschlinge nebst Mesenterium einer ausgewachsenen Lacerta agilis. Der kleine schwarze Anhang ist der letzte Rest des Dottersackes. Lupenvergrösserung.

Fig. 2. Dasselbe im senkrechten Durchschnitt. Vergr. Leitz Pantachrom. 15 mm. Oc. I.

Fig. 3. Durchschnitt durch den Dottersack einer 1/2 Jahr alten Blindschleiche. Vergr. wie Fig. 2.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

NETZHAUT DER SÄUGETIERE.

VON

DR. E. KALLIUS,
ASSISTENTEN AM ANATOMISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT GÖTTINGEN.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Göttingen.

Hierzu Tafel XXV/XXVIII.

Die Netzhaut, die schon seit langen Jahren von den berufensten Forschern ganz besonders sorgfältig bearbeitet worden ist, so dass die zum Teil sehr wertvollen Einzelbeobachtungen fast bis ins Unübersehbare angewachsen sind, ist nun auch in jüngster Zeit mit den beiden interessanten Methoden von Golgi und Ehrlich, die unsere Anschauungen im Gebiete des centralen und peripherischen Nervensystems so überraschend geändert haben, untersucht worden. Und da hat sich gezeigt, wie unberechtigt es war, mit einer gewissen Befriedigung auf die bisher erreichten Resultate zu blicken, denn es sind jetzt Thatsachen aufgedeckt worden, von denen jene Gelehrten kaum eine Ahnung hatten, ja, die teilweise weit über das hinausgingen, was die kühnste Phantasie eines dieser Beobachter konstruieren konnte. Man muss jetzt gestehen, dass der Abschluss, zu dem jene gekommen zu sein glaubten, kein Abschluss war, und das weitere Arbeiten in diesen neu gewiesenen Bahnen neue Rätsel zu lösen haben werden.

Von den Forschern der letzten Zeit haben besonders A. Dogiel (Ehrlich'sche Methode) und S. Ramón y Cajal (Golgi'sche Methode) ausserordentliche Verdienste. Ihre sehr eingehenden und umfangreichen Arbeiten haben eine staunenerregende Menge interessanter Details zu Tage gefördert; und wenn ich es unternehme meine Untersuchungen über dies so viel durchforschte Organ hier vorzulegen, so darf man nicht erwarten, dass sie ganz neue und unbekannte Thatsachen aufdecken werden; es sollte vielmehr meine Hauptaufgabe sein,

aus der verwirrenden Fülle älterer und neuerer Angaben das herauszusuchen und hervorzuheben, was wirklich für die Physiologie und Anatomie der Netzhaut von Bedeutung ist.

Ehe ich aber zu meinen Ergebnissen übergehe, will ich noch Einiges über die Technik dieser beiden Färbeweisen vorausschicken.

Technik.

Die mit der Silbermethode hergestellten Präparate sind ausschliesslich nach der schnellen Golgi'schen Methode, die Ramón y Cajal so glücklich modifiziert hat, gewonnen. Die von ihm angegebene Mischung kann ich wohl in ihrer Zusammensetzung als bekannt voraussetzen. In seiner letzten Arbeit (12) empfiehlt er die ganze Prozedur an demselben Präparat zwei- bis dreimal vorzunehmen. Dieses Vorgehen hat sich mir auch oft bewährt, aber es ist auch damit noch nicht die eigentümliche Launenhaftigkeit des Verfahrens absolut vermieden worden.

Als sehr bedeutsam für den Erfolg der Imprägnierung habe ich eine genaue Beobachtung der Zeit der Einwirkung des Osmium-Kaliumbichromatgemisches erkannt.

Ich liess die möglichst frischen Netzhäute im grossen und ganzen zwölf bis sechsmal zwölf Stunden in dem erwähnten Gemische. Durch dies verschieden lange Einwirken der Mischung habe ich oft Zellen einer bestimmten Art allein gefärbt bekommen; so imprägnieren sich nach zwölfstündigem Verweilen in der Flüssigkeit häufig nur Stäbchen und Zapfen und einzelne Bipolare, nach weiteren zwölf Stunden andere Bipolare und die sogenannten Spongioblasten, dann später die Optikusganglienzellen, dann die Nervenfasern, und wenn sich gangliöse Elemente nicht mehr recht färben wollen, dann erscheinen die Stützzellen, die früher nur vereinzelt in den Präparaten aufgetreten waren, in grosser Anzahl. Die Reihenfolge, in der hierbei die einzelnen Elemente sich färben, ist allerdings leider keine absolut kon-

stante; es kommen mannigfache Abweichungen vor, aber ich habe beobachten können, dass diese verschieden lange Einwirkungsdauer doch das Studium der einzelnen Elemente wesentlich erleichtert.

Diese Berücksichtigung der Zeit der Wirkung des Chromsalzgemisches erklärt auch leicht den Erfolg der mehrfachen Wiederholung der Cajal'schen Methode an ein und demselben Präparat, die vorher als vorteilhaft angeführt wurde.

Das Verweilen in der $^3/_4$prozentigen Argentum nitricumlösung muss mindestens sechs Stunden betragen; gewöhnlich blieben die Stücke 24 Stunden darin. Van Gehuchten (17) hat angegeben, dass ein monatelanges Liegen in der Silberlösung für die Imprägnierung besonders vortheilaft ist, ich kann dies aber durchaus nicht bestätigen, denn was sich nach 24 Stunden noch nicht gefärbt hat, färbt sich auch nicht nach ebenso viel Wochen, man kann nur — wie Golgi (18) sehr richtig betont, — konstatieren, dass die Präparate auch nach sehr langem Liegen in der Höllensteinlösung nicht verderben.

Statt des Kaliumsalzes der Chromsäure habe ich häufig das Natrium- und Ammoniumsalz angewendet und glaube dabei eine bessere Reaktion beobachtet zu haben, auch habe ich statt einer dreiprozentigen Lösung des Chromsalzes eine ein- und zweiprozentige mit Vorteil benutzt. Ob sich freilich diese Modifikation für alle Organe ebenso bewährt, müssen weitere Untersuchungen feststellen, doch ermutigen meine Erfahrung entschieden zu solchen.

Ein mehrmaliges Anwenden der Natrium-Bichromatlösung auf dasselbe Objekt kann ich aber nicht empfehlen, da die Präparate bei dem abermaligen Einlegen in diese Mischung nach der Silberbehandlung aus noch nicht aufgeklärten Gründen verdarben. Da aber die Präparate mit diesem Chromsalz ganz besonders gut gelungen waren, trat nur selten das Bedürfnis, diesen Versuch anzustellen, hervor. Es wurde dafür gesorgt, dass sich

die Einwirkung der Chromverbindung wie der Silberlösung immer im Dunkeln vollzog.

Vor dem Einlegen der Netzhäute in die Höllensteinlösung habe ich sie auf der Glaskörperseite mit einer möglichst dünnen Schicht von Gelatine überzogen, wodurch die überreichlichen, störenden Niederschläge von doppeltchromsaurem Silber am besten vermieden wurden. Wenn aber die Gelatineschicht zu dick genommen wird, leidet die Imprägnation der Zellelemente. Vor dem abermaligen Einlegen der in Silberlösung gewesenen Präparate in die Cajal'sche Mischung muss die Gelatine wieder entfernt werden, was immer leicht gelingt; sonst bildet sie, da ja das Licht nicht ganz abzuschliessen ist, mit den Chromsalzen eine unlösliche Verbindung, und diese ist dann später sehr schwer vollständig wieder zu entfernen.

Die von Cajal neuerdings empfohlene Aufrollung der Netzhäute und Umhüllung mit einer dünnen Kollodiumschicht habe ich nicht als sehr zweckmässig erkannt. Da die Netzhäute dann nicht wieder geglättet werden können, ist eine Untersuchungsart, die sich mir als sehr instruktiv bewährt hat, unmöglich auszuführen. Ich habe nämlich oft mit Vorteil Flächenpräparate von der ganzen Dicke der Retina angefertigt, deren Durchmusterung aber nur dann angeht, wenn sämtliche Oberflächenniederschläge durch die Gelatine vermieden sind und wenn das etwa anhaftende Pigmentepithel vorsichtig mit dem Skalpell entfernt ist, was selten erhebliche Schwierigkeiten macht. Man kann an solchen Präparaten sehr gut einzelne Zellen und Fasern durch alle Schichten hindurch in ihrer ganzen Ausbreitung verfolgen, während man bei Dickendurchschnitten immer befürchten muss, wesentliche Teile abgeschnitten zu haben; nur lückenlose Serien würden ähnlich gute Resultate geben; diese sind aber nicht so mühelos zu gewinnen. Ausserdem ist dieses Durchmustern grösserer Netzhautstücke auch deswegen angenehm, weil man dabei viel leichter und viel schneller

als an Schnitten den eventuellen Ausfall der Imprägnierung beurteilen kann. Später kann man dann immer noch Schnitte von dem durchgesehenen Stück anfertigen, da es häufig für die Orientierung wertvoll ist von einer Zelle, eine Flächen- und eine Querschnittsansicht zu erhalten. Für die Aufhellung der in Alkohol entwässerten Präparate bewährte sich das Xylol besonders gut, da in ihm sich Golgipräparate sehr viel leichter und länger konservieren lassen, als in allen Ölen.

Um die Retina in Quer- oder Flächenschnitte zu zerlegen, empfiehlt es sich, wenn man mit Schnitten mit dem Rasiermesser nicht auskommt, dieselbe schnell zwischen zwei glatt und eben geschnittene Celloidinblöcke, deren Schnittflächen man durch Eintauchen in Äther-Alkohol oder Kollodium haftend gemacht hat, einzubetten. Auf diese Weise kann man die Netzhaut in einer halben Stunde sehr gut schnittfähig bekommen.

Diese Einbettungsmethode hat den Vorteil, dass man die häufig gebogene und leicht gerollte Retina vollkommen glatt und eben pressen kann, was für die Anfertigung von Flächenschnitten durchaus notwendig ist.

Die Schnitte selbst habe ich dann nach der von mir angegebenen Weise mit Hydrochinon reduziert, und unter dem Deckglas in Balsam oder Glycerin aufbewahrt. So haben sich die Präparate schon über anderthalb Jahr unverändert gehalten (22).

Bei der Untersuchung der Retina mit dem entschieden schwieriger anzuwendenden Methylenblau, haben sich mir die neuerdings von Apáthy (12) gemachten Vorschläge ganz vorzüglich bewährt.

Ich habe nach seinem Rate das chlorzinkfreie Methylenblau medicinale in Lösung von 1 pro mille physiologischer Kochsalzlösung verwendet. Diese auch äusserlich von den übrigen Präparaten sich auszeichnende Farbe lässt die Reaktion entschieden schneller und präziser auftreten als die anderen. Die von

Niemack (37) empfohlene sehr schwache Lösung eignet sich für die Retina nicht so gut, wie die eben angegebene Konzentration. Die Netzhaut wurde in ziemlich grossen Stücken, die innere Seite nach unten, auf den Objektträger gebracht, bedeckt mit einer nicht zu dicken Lage von Glaskörper. Dann wurde die Methylenblaulösung herumgegossen und dafür Sorge getragen, dass sie überall leichten Zutritt zu dem Organ hatte. Vor dem Eintrocknen geschützt, bleiben dann die Präparate 2—5 Stunden liegen. Man muss von Zeit zu Zeit die Färbung unter dem Mikroskop kontrollieren, um sie dann zur rechten Zeit unterbrechen zu können.

Ein besonderer Fortschritt ist ferner die von Apáthy empfohlene Fixierungsmethode. Während früher durch die Fixierung sehr viele Details verloren gingen, hat man das jetzt nicht mehr zu befürchten. Apáthy hat bekanntlich angegeben, dem pikrinsauren Ammoniak einige Tropfen Liquor Ammonii caustici zuzusetzen, oder eine Lösung von kohlensaurem Ammoniak mit pikrinsaurem Ammoniak zu sättigen. Beide Methoden haben sich mir vortrefflich bewährt.

Auch der Einschluss in die von ihm vorgeschlagene Gummi-Zuckerlösung hat vor dem Glycerin grosse Vorteile, und die Präparate haben sich darin, wenn auch bis jetzt erst vier Monate, gut gehalten.

Wenn man die mit genanntem Gemisch fixierten, oder auch die unfixierten Präparate bei mässig gesteigerter Temperatur auf dem Objektträger möglichst schnell eintrocknen lässt, kann man sie nach meiner Erfahrung in Balsam unter dem Deckglase gut aufbewahren. Auch Cajal (12) hat ein ähnliches aber unnötig kompliziertes Verfahren vorgeschlagen. Wenn auch auf diese Weise die Übersicht über die einzelnen Schichten vollkommen verloren geht, so kann man sich doch dieser einfachen Methode zuweilen mit Vorteil bedienen, wenn es sich z. B. darum handelt eine besonders gut gefärbte Zelle oder Zellengruppe zu konservieren.

Leider giebt es immer noch keine bequeme Möglichkeit Schnitte von der mit Methylenblau gefärbten Retina anzufertigen, denn der Altmann'sche Vakuumapparat, den Apáthy empfiehlt, steht nicht jedem zur Verfügung. Die von Dogiel gebrauchte Härtung in Alkohol, der mit pikrinsaurem Ammoniak gesättigt ist, hat mir keine guten Bilder gegeben; man muss sich schon mit Falten und Einschnitten im Präparat begnügen. Dies ist der einzige Nachteil der Färbungen mit Methylenblau, denn sonst haben sie z. T. sehr grosse Vorzüge vor den Golgipräparaten.

Es erübrigt noch einige Worte über das Material zu sagen, das den Untersuchungen speziell mit diesen beiden Methoden diente. Leider habe ich bis jetzt nur einmal eine menschliche Netzhaut zur Färbung mit Methylenblau erhalten können, welche von einem Hingerichteten stammte, der acht Stunden nach dem Tode in unsere Hände kam; bei ihm färbten sich aber nur wenige Zellen einigermassen vollständig. Ich erwähne dies auch nur, um zu sagen, wie lange nach dem Tode die „vitale" Färbung noch eintreten kann. Sonst hatte ich Schlachthausmaterial — Rind, Schwein, Pferd — zur Verfügung, das häufig so schnell zur Untersuchung gelangte, dass die am Bulbus hängenden Augenmuskelreste noch zuckten; auch die Augen von jungen Katzen und Kaninchen wurden bei Gelegenheit benutzt.

So liegen dieser Arbeit also nur Säugetieraugen zu Grunde. Studien an embryonalen Augen sollen für diesmal nicht berücksichtigt werden.

Allgemeine Bemerkungen.

Bei der Untersuchung des Centralnervensystems mit der Golgi'schen Methode sind schon von ihrem Entdecker und dann von fast allen Forschern, die sich eingehender mit dieser Färbe-

weise beschäftigt haben, Fragen angeregt worden, die z. T. von der grössten Bedeutung für unsere Auffassung von den nervösen Elementen im allgemeinen sind. Meiner Meinung nach ist nun gerade die Retina wegen ihres verhältnismässig gut gekannten Baues und ihrer Entwickelung ganz besonders geeignet für ein Studium dieser Fragen ebenfalls herangezogen zu werden. Denn kein Gehirnteil ist so bequem zu härten und zu färben wie die Retina und keiner gestattet eine so leichte Durchmusterung und Orientierung wie sie. Und gerade die Methylenblaumethode, die so sehr viel einwandsfreiere Bilder giebt als die Golgi'sche, ist bei der Netzhaut mit grösster Bequemlichkeit zu benutzen, während sich ihr bei der Untersuchung des Centralnervensystems nahezu unüberwindliche Schwierigkeiten entgegenstellen.

Die wichtigsten Fragen allgemeiner Art sind bei dem jetzigen Stande der Forschung unbedingt die nach der Bedeutung der Ganglienzellenfortsätze und nach dem Zusammenhang der nervösen Elemente.

Eine weitere Frage, die mir ebenfalls von ganz hervorragender Wichtigkeit zu sein scheint, ist die nach der Bedeutung der sogenannten „granulierten Substanz", die nicht nur im Gehirn in weiter Verbreitung vorkommt, sondern auch als bemerkenswerter Bestandteil für die beiden „granulierten Schichten" in der Retina in Anspruch genommen worden ist.

Die Frage nach der Bedeutung der Fortsätze der Ganglienzellen, die ich oben an erster Stelle erwähnte, ist in den letzten Jahren ganz besonders eingehend zu beantworten versucht worden. Bekanntlich war in der Geschichte der Anatomie der Nervenzellen die Entdeckung von grosser Tragweite, dass einer von ihren zahlreichen Fortsätzen sich vor den anderen dadurch auszeichnete, dass er in eine Nervenfaser übergeht, die oft nach längerem oder kürzerem Verlaufe auch die bekannten Scheiden der peripherischen Nerven bekommt. Diesen Fortsatz nannte man Achsencylinderfortsatz und die übrigen

zur Unterscheidung Protoplasmafortsätze (Deiters) oder Dendriten (His). Die Ansichten über den Achsencylinderfortsatz haben sich nach den letzten Entdeckungen nun ganz besonders geändert. Während man früher annahm, dass er unverästelt aus dem Centralorgan herausträte, ist jetzt nachgewiesen worden, dass er mitunter sehr zahlreiche kollaterale Zweige hat, und häufig schon im Centralorgan mehr oder minder früh endet. So sind besonders wichtige Charakteristica, um diesen Fortsatz zu erkennen, hinfällig geworden und es ist jetzt fast ganz dem Takt des Untersuchers anheimgestellt, ob er irgend einen sich auszeichnenden Fortsatz als Achsencylinderfortsatz bezeichnen will oder nicht.

Die Unzulänglichkeit des Namens „Achsencylinderfortsatz“ als einheitliche Benennung für besonders ausgezeichnete Äste der Nervenzellen ist nun von anderer Seite auch schon erkannt worden, und es sind mehr oder weniger zutreffende Änderungen in der Bezeichnung vorgeschlagen worden.

Der Name „nervöser Fortsatz“, den Waldeyer (51) mit Recht verwirft, trifft durchaus nicht das Richtige, da von einigen Forschern die Protoplasmafortsätze für nervös gehalten werden. Wenn Waldeyer aber dafür den Namen „Nervenfortsatz“ zur allgemeinen Annahme empfiehlt, so scheint mir das durchaus kein wesentlicher Fortschritt zu sein, da doch auch mit dieser Bezeichnung leicht die Vorstellung verknüpft werden kann, als wenn er zum selbständigen Nerven wird.

Kölliker (26), der in der neuen Auflage seiner Gewebelehre eine neue Nomenklatur für die Nervenzellen („Neurodendridien“ oder „Neurodendren“) und ihre Fortsätze aufstellt, fühlt das Bedürfnis für die verschiedenen Arten von „Nervenfortsätzen“ verschiedene Namen aufzustellen. So nennt er den Fortsatz der „in eine echte Nervenfaser“ übergeht: „Neuroaxon“ und die andere Art, die wohl den Charakter von Achsencylinderfortsätzen hat, aber nie in peripherische Nerven übergeht, sondern nur

einen beschränkten Verbreitungsbezirk innerhalb der Centralorgane hat, „nervöse Fortsätze oder Neuropodien".

Ich glaube nicht, dass diese Namen sich leicht einbürgern werden, und möchte daher vorschlagen, den Fortsatz einer Nervenzelle, der entweder durch seinen Verlauf oder durch seine Verästelungsart sich wesentlich von den übrigen, im allgemeinen gleichartigen Fortsätzen unterscheidet, mit dem indifferenten Namen „Hauptfortsatz" zu bezeichnen. Der Name Dendrit für die übrigen Verästelungen der Zelle könnte dann wohl beibehalten werden.

Man würde also die Nervenzellen in zwei Abteilungen einreihen können: zu der ersten würden Zellen, die einen (oder mehrere) Hauptfortsätze haben, zu der zweiten solche, die keinen Hauptfortsatz haben, gehören. Die erste Abteilung müsste dann wieder in zwei Klassen zerfallen; und es würden in die eine Zellen zu rechnen sein, deren Hauptfortsatz zum Achsencylinder eines echten Nerven wird, zu der zweiten: Zellen, deren Hauptfortsatz nach längerem oder kürzerem Verlauf innerhalb der Centralorgane endet, was auch Kölliker an dem erwähnten Orte (26) als besonders wichtiges Merkmal hervorhebt. Die Endigung beider Arten von Hauptfortsätzen besteht nach unseren heutigen Erfahrungen immer in einer mehr weniger reichen Verzweigung, deren Ästchen keine Markscheide haben. Der wesentliche Unterschied zwischen beiden Arten besteht nur darin, dass in den Verlauf der einen, die allerdings auch noch erheblich länger sind als die anderen, ein Stück eingeschaltet ist, das alle Charakteristica eines echten Nerven hat.

Für die Retina, auf die sich ja meine Beobachtungen ausschliesslich erstrecken, kommen nur diese eben aufgezählten drei Arten von Zellen in Betracht, und zwar würden sie folgendermassen zu verteilen sein:

1. Zu den Nervenzellen, deren Hauptfortsatz zur echten,

anfangs marklosen, später markhaltigen Nervenfaser wird, gehören sämtliche Zellen der inneren gangliösen Schicht.

2. Zu den Nervenzellen, deren Hauptfortsatz innerhalb des Organes, nach verschieden langem Verlaufe endet, gehören

a) die verschiedenen Arten der bipolaren Zellen. Kölliker erwähnt zwar, dass diese Zellen „möglicherweise" zu der Art gehören, die nur Dendriten haben; ich glaube aber allen Grund zu haben, ihren absteigenden[1]) Fortsatz als Hauptfortsatz ansprechen zu müssen, da er sich sowohl in der Form, wie in der Art der Verästelung wesentlich von den anderen Fortsätzen unterscheidet, die dann also als Dendriten zu deuten sind;

b) die verschiedenen Arten der horizontalen Zellen. Hier muss man wohl den besonders auffallenden, horizontalen, langen Fortsatz als Hauptfortsatz deuten, denn den absteigenden Fortsatz, der zur inneren retikulären Substanz ziehend bei einigen Zellen beschrieben wird, kann man als den aufsteigenden gleichwertig betrachten. Sollte sich aber z. B. herausstellen, dass die Zellen, die einen absteigenden Fortsatz haben, keinen horizontalen Ast besitzen, so wäre kein Hindernis da, den ersteren, wie bei den Bipolaren als Hauptfortsatz zu bezeichnen.

3. Zu den Zellen, die nur Dendriten haben, gehören die sogenannten „Spongioblasten", die ich aus dem unten angeführten Grunde pararetikuläre Zellen nennen will[2]).

Es sei hier noch erwähnt, das Dogiel (15) bei einigen Tieren

---

[1]) Zur Nomenklatur sei hier bemerkt, dass sämtliche inneren Fortsätze der Zellen derRetina als absteigende und sämtliche äussere als aufsteigende bezeichnet worden sind. Horizontal bedeutet die der Oberfläche der Netzhaut parallele Richtung.

[2]) Ramón y Cajal (12) beschreibt unter diesen Zellen bei niederen Wirbeltieren mit dem Namen „nervöse Spongioblasten" Elemente, die mit Optikusfasern zusammenhängen; diese würden natürlich zu den an erster Stelle genannten Zellen gehören müssen.

Nervenzellen beschreibt, deren Typus von den hier aufgestellten wesentlich abweicht. Da auf diese aber noch im speziellen Teil der Arbeit eingegangen werden muss, ausserdem ihre Existenz durchaus nicht allgemein anerkannt ist, so kann hier auf ihre Besprechung verzichtet werden.

Die zweite Art der Fortsätze der Nervenzellen sind die schon mehrfach erwähnten Dendriten. Über ihre Natur sind die Meinungen immer noch verschieden, die einen halten sie für nervös, die anderen für nicht nervös, d. h. die einen glauben, dass sie zur Fortleitung irgend eines Reizes dienen, die anderen, dass sie nur Ernährungsapparate der Nervenzellen vorstellen. Zur Stütze dieser letzeren, sicher sehr auffallenden Ansicht führt Golgi und sein Schüler Sala an, dass die Dendriten sich mit einer zarten Verbreiterung an die Gefässe ansetzen. Diese Beobachtung ist von vielen Seiten als falsch erkannt worden, und man kann an Methylenblaupräparaten, die wohl zur Beurteilung dieser Frage viel wichtiger sind als die Golgipräparate, sehr leicht sehen, dass niemals irgend ein Zusammenhang dieser Äste mit den Gefässen existiert, sondern dass sie, ohne auch nur die geringste Änderung in ihrer Struktur oder in ihrem Volumen erfahren zu haben, über die Kapillaren fortziehen und frei endigen.

Dass diese Fortsätze lediglich zur Ernährung der Zellen dienen sollten, kann man auch schon deswegen nicht glauben, weil es viele Beispiele giebt, wo sie zweifellos der Fortleitung dienen. Als Beispiel von den Zellen der Netzhaut mögen hier nur die bipolaren und inneren Ganglienzellen dienen. Die aufsteigenden Fortsätze beider eben genannter Zellen müssen zweifellos der Leitung dienen, sonst könnte man sich den Lichtreiz von den Stäbchen und Zapfen auf keine Weise fortgeleitet denken, es würde dann jedes Zwischenglied zwischen den Sehepithelien und den Optikusfasern fehlen.

Die Thatsache, dass die doch gewiss leitenden Nervenfasern des Optikus häufig aus einem Dendrit entspringen, soll hier als

weiterer Beweis für ihre nervöse Natur nicht herangezogen werden, da der eben genannte Grund wohl schon ausreichen dürfte.

Man muss deswegen die Dendriten im allgemeinen für nervös halten und man kann wohl annehmen, dass sogar die Hauptfortsätze vielleicht nur für spezielle Funktionen modifizierte Dendriten sind.

Eine weitere Frage, die namentlich in letzter Zeit ausserordentliche Bedeutung erlangt hat, ist die, ob Anastomosen zwischen Dendriten verschiedener Ganglienzellen vorhanden sind oder nicht. Ganz besonders schroff stehen sich die Ansichten Ramón y Cajals und Dogiels gegenüber, die beide Anhänger gefunden haben. Am unduldsamsten ist, wenigstens in seinen neuesten Veröffentlichungen, Ramón y Cajal (9-12). Er behauptet, dass jeder der eine Anastomose zwischen den Ganglienzellen der Retina sieht, von einem unglücklichen Vorurteil befangen ist, Mit ähnlichem Eifer, wenn auch wohl nicht ganz so begeistert, verteidigt Dogiel (13-15) die Existenz von zahlreichen Anastomosen, allerdings nur zwischen ganz bestimmten Arten von Ganglienzellen. Wie verderblich aber ein dogmatischer Standpunkt für das Fortschreiten unserer Kenntnisse im allgemeinen ist, hat die Geschichte der Wissenschaft oft bewiesen. Damit soll durchaus nicht gesagt werden, dass z. B. Cajal etwa nicht Recht haben könnte, es soll nur darauf hingewiesen werden, dass er bei seiner Ansicht in einem ähnlichen Vorurteil befangen ist, wie er es den Gegnern zum Vorwurf macht, und das ruhiges und gelassenes Abwägen des Für und Wider unter allen Umständen die einzig berechtigte Untersuchungsart bleibt.

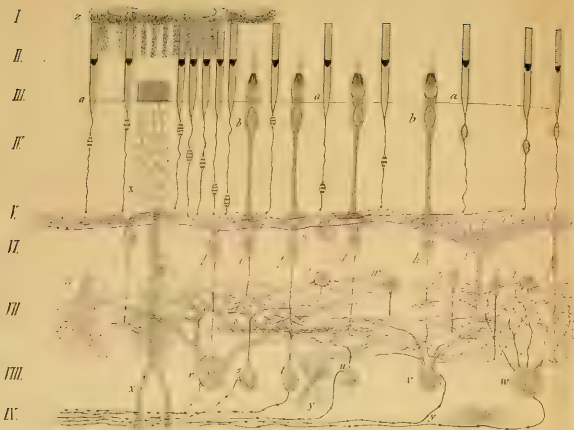
Vor allen Dingen ist es wichtig, bei Entscheidung der Frage nicht einseitig vorzugehen, sondern sowohl die Golgi'sche wie die Methylenblaumethode zum Urteil heranzuziehen. Cajal hat fast ausschliesslich die Silberchromatmethode angewendet, denn die Methylenblaumethode benutzte er erst in der aller-

letzten Zeit und seine schärfsten Urteile datieren von früher her. Dogiel hat wieder ganz allein das Methylenblau benutzt.

Meiner Meinung nach ist die Golgi'sche Methode sehr wenig geeignet diese Frage zu entscheiden, denn ihre Eigentümlichkeit, ganz isoliert einige Elemente zu färben, und diese auch häufig nur teilweise, ist nicht gerade empfehlenswert. Auch kann ein Gegner da, wo man glaubt den Zusammenhang der Fortsätze zweier Zellen zu sehen, sagen dass nur eine Berührung, keine organische Verbindung vorhanden sei. Die Strukturen sind eben durch den imprägnierenden schwarzen Niederschlag vollkommen ausgelöscht. Anders mit der Methylenblaumethode.

Hier färben sich die Ganglienzellen mit ihren Ausläufern, soweit man das überhaupt beurteilen kann, so vollständig wie möglich, und man könnte da eventuell ein Übergehen der Farbe von einem auf den anderen mit ihm anastomosierenden Fortsatz beobachten. Ich habe nun gerade auf diese Anastomosen hin eine sehr grosse Anzahl von Netzhäuten, der Säuger die gut mit Methylenblau gefärbt waren, untersucht. (Namentlich gute Dienste hat mir wegen der Grösse der Elemente die des Pferdes geleistet.) Wie ich gleich von vorne herein bemerken will, habe ich Anastomosen, oder ich will lieber sagen den Zusammenhang von Fortsätzen verschiedener Zellen, die wie Anastomosen aussehen, nur bei den aufsteigenden Fortsätzen der bipolaren Zellen gesehen. Sonst aber bei keiner einzigen Zellenart, wie ich im Gegensatz zu Dogiel behaupten muss, der auch in seiner letzten Abhandlung anastomosierende Äste von enormer Dicke zwischen je zwei Nervenzellen aus der inneren gangliösen Schicht der Retina des Menschen beschreibt.

Ich habe gerade auf diesen Punkt eine sehr grosse Sorgfalt bei meinen Untersuchungen verwendet und mich bemüht die Bilder, die sich mir darboten sine ira et studio zu beurteilen; ich konnte mich also z. B. nicht entschliessen, wenn ich einen Fortsatz einer Zelle in einen anderen einer benachbarten Zelle



I
II.
III.
IV.
V.
VI.
VII.
VIII.
IX.

übergehen sah, zu sagen, das kann und darf keine Anastomose sein, sondern bemühte mich mit allen optischen Hilfsmitteln einfach die Thatsache zu konstatieren.

Auf den ersten Blick scheinen namentlich bei den grossen Ganglienzellen der inneren ganglösen Schicht in gelungenen Präparaten zahlreiche deutliche Anastomosen da zu sein; aber, wenn man einen Fortsatz, so weit wie möglich, auf das allergenaueste verfolgt, dann sieht man ihn feiner und feiner werden und endlich, nachdem er varikös geworden ist, frei endigen. Den Einwand, den man mir machen könnte, ich habe nicht das Ende der Färbung abgewartet, sondern zu früh fixiert, den habe ich mir selber auch gemacht, und so lange gewartet und beobachtet, bis schliesslich die Präparate zu verderben anfingen — aber Anastomosen fanden sich nur in dem einen Falle.

Es ist noch zu betonen, dass meine Untersuchungen sich lediglich auf die oben genannten Säugetiere beziehen. Bei Fröschen glaubte ich früher mit Sicherheit Anastomosen auch zwischen den zuletzt erwähnten Ganglienzellen gesehen so haben, ich behalte mir dies aber einer erneuten Untersuchung mit der von Apáthy modifizierten Methode vor.

Die Anastomosen zwischen den aufsteigenden Dendriten der Bipolaren kann man übrigens auch bei Golgipräparaten sehen, wo ich ihnen aber aus den eben erwähnten Gründen keine sehr grosse Beweiskraft zuerkennen möchte.

Die Frage, warum einmal zwischen Ganglienzellen Anastomosen vorkommen, das andere mal nicht, kann ich natürlich ohne weiteres nicht beantworten. Die Thatsache selbst scheint mir a priori nicht unwahrscheinlich; giebt doch selbst Ramón y Cajal bei Sympathikusganglienzellen und bei Insektennervenzellen Anastomosen zu[1]).

[1]) Ich weiss allerdings nicht, ob er in letzter Zeit diese frühere Beobachtung noch aufrecht erhält, denn er erwähnt in seinen neuesten Arbeiten nichts mehr davon.

Eine weitere wichtige Frage ist wie oben erwähnt, die nach dem Vorhandensein von granulierter Substanz in den retikulären Schichten, von denen die innere den grössten Raum einnimmt und am eingehendsten beschrieben worden ist; deshalb soll auch sie hier besonders und an erster Stelle besprochen werden. Pacini (38) war der erste, der sie genauer beobachtet hat; er glaubte, dass sie aus grauen im Meridian des Auges verlaufenden Nervenfasern, die in einer granulösen Substanz eingebettet sind, bestehe. Blessig (4) hielt diese Schicht aber für vollständig bindegewebig. Sämtliche neueren Untersucher stimmen aber darin überein, dass ihr im wesentlichen nervöse Funktionen zuzusprechen seien.

Es stehen sich aber in Betreff ihrer histologischen Struktur sehr verschiedene Ansichten gegenüber. Die eine ist zuerst von Vintschgau (49) aufgestellt worden; er sieht die fragliche Schicht als eine homogene Masse an, in die zahlreiche feinste Körnchen eingebettet sind. Heinrich Müller (34), der diese Schicht bei niederen Wirbeltieren und beim Menschen untersucht hat, glaubt auch an das Vorhandensein einer von Körnchen durchsetzten Masse, hält es aber für sehr schwierig an allen Stellen genau zu unterscheiden, was faserig und was blos körnig ist. Er weist auch auf die ähnliche im Gehirn und Rückenmark vorkommende Substanz hin, hält deren Identität aber nicht für erwiesen.

Henle und Merkel (21) jedoch, die ihre Untersuchungen hauptsächlich auf die nervösen Centralorgane ausgedehnt haben, und überall in weiter Verbreitung die Granula nachgewiesen haben, glauben dass in beiden Organen dieselbe Substanz vorhanden sei. In Retzius (39) hat diese Meinung im Jahre 1871 einen weiteren Vertreter gefunden; in einer späteren (1881) Veröffentlichung (40) hat er jedoch eine wesentlich andere Ansicht aufgestellt, von der noch eingehend die Rede sein soll.

Etwas anders ist ihre Struktur von Max Schultze (47)

aufgefasst worden; er glaubt, dass diese Substanz aus einer „Mischung des von den radiären Stützfasern ausgehenden, sehr fein geflochtenen Netzwerkes der spongiösen Bindesubstanz mit verschwindend dünnen Nervenfasern", die einen wesentlichen Bestandteil darstellen sollen, gebildet werde. Er lässt es aber „unentschieden, ob neben feinen und feinsten Nervenfasern und den Fasern und Netzen der Bindesubstanz noch eine gewisse Menge feiner Körnchen unbekannter Natur vorhanden sei, wie es den Anschein hat, oder ob Nervenfibrillen und spongiöse Bindesubstanz in ihrer eigentümlichen Anordnung ausreichen das feinkörnige Aussehen zu erzeugen".

Dieser Ansicht schlossen sich Kölliker (25), Manz (30) und Heinemann (20) an. Auch Borysiekiewicz (5), der neuerdings histologische Studien an Netzhäuten von selten zu erlangenden Tieren gemacht hat, glaubt an eine netzförmige Anordnung, in deren Maschen eine feingranulierte Substanz zu sehen ist.

Schultze glaubt, dass dies Netzwerk hauptsächlich bindegewebiger Natur sei, wärend W. Mülller (36), der sonst ähnliche Anschauungen von dieser Schicht hat, ein „Neurospongium" als wesentlichen Bestandteil annimmt, das als Produkt seiner „Spongioblasten" aufzufassen ist.

Die bindegewebige Natur des Netzwerkes hat aber Schwalbe (43) nach chemischen Untersuchungen mit Recht geleugnet und er ist es auch, der noch eine dritte Ansicht über die „granulierte Schicht" aufstellt. Er glaubt nicht an das Vorhandensein von isolierten Körnchen in der Grundsubstanz, sondern hält das optische Phänomen der Granulierung für bedingt durch die zahlreichen Maschen und Durchschnitte der Fasern. Mit dieser Auffassung erklärt sich im grossen und ganzen auch Retzius (40) in der oben erwähnten späteren Arbeit einverstanden. Er sagt: „Das ganze Gewebe stellt ein Retikulum von kurzen, feinen, etwas verschieden dicken Bälkchen dar, welche nach allen

Richtungen hin sich miteinander verbinden. — In den Bälkchen mit ihren Fortsätzen sieht man keine Struktur, vor allem keine Körnchen." In den Lücken der Fasernetze glaubt er eine klare Flüssigkeit nachgewiesen zu haben, und er hält das System von Lücken für ein Saftbahnensystem.

Nach meinen Untersuchungen, die sowohl an Golgi- wie an Methylenblaupräparaten dasselbe zeigten, muss ich mich der Ansicht anschliessen, dass in dieser fraglichen Schicht keine granulierte Grundsubstanz nachzuweisen ist. Die Unzahl von feinen und feinsten Fasern reicht vollkommen aus, um das charakteristische granulierte Aussehen zu erklären.

Es ist nicht richtig, wie Schwalbe und Retzius annehmen, dass hier ein wirkliches Netzwerk besteht, sondern es wird nur ein äusserst feiner Filz von den Fasern gebildet[1]. Sämtliche Fasern der im speziellen Teil genauer zu besprechenden Zellen verflechten sich innigst miteinander und nehmen fast den ganzen Raum der in Rede stehenden Schicht ein[2]. Es hindert allerdings nichts zwischen diesem Filz wie überall eine Grundsubstanz anzunehmen, die aber nicht, wie Retzius will, ein Saftlückennetz darstellen muss, sondern dieselben anatomischen Eigenschaften hat, wie an anderen Stellen auch. Für physiologische Erklärungen kann man theoretisch der Grundsubstanz an dieser Stelle, wo die zahlreichen verschiedenartigen Elemente zusammentreffen, spezifische Eigenschaften wohl zusprechen; die mikroskopische Untersuchung kann aber keine sichtbare Unterlage dafür konstatieren.

Ob die granulierte Substanz im Centralnervensystem auch denselben Bau zeigt, müssen noch weitere Untersuchungen lehren.

---

1) Aus dem Grunde passt für diese Schicht der Ausdruck „retikulär" nicht, ich glaubte aber diesen Namen doch beibehalten zu dürfen, da er bequem und allgemein gebräuchlich ist.

2) Als Beispiel dafür, dass ein Durchschnitt von einem dichten Filz ein granuliertes Aussehen vortäuschen kann, sei das Fibrin erwähnt, dessen Zusammensetzung aus feinen Fasern allgemein bekannt ist.

Die äussere „granulierte“ Schicht, die von Henle so benannt wurde, zeigt im wesentlichen dieselben Strukturverhältnisse, nur sind dort die Meinungen nicht mehr so geteilt; man ist jetzt wohl nach dem Vorgange von Ramón y Cajal allgemein der Ansicht, dass sie nur aus einem Filz der dort endigenden Elemente besteht.

Ganz abweichend sind allein die Ansichten von W. Krause (27), der eine Membrana fenestrata und eine Membrana perforata in dieser retikulären Schicht beschrieben hat, die aber niemals allgemeine Anerkennung gefunden haben.

Spezielle Beobachtungen.

Schicht der Stäbchen und Zapfen und äussere Körnerschicht.

Diese beiden Schichten sollen bei der Beschreibung deswegen zusammengefasst werden, weil sie miteinander die Sehepithelien darstellen. Die Membrana limitans externa ist weder mit Golgischer noch mit Ehrlich'scher Methode gefärbt zu erhalten, natürlich ist sie aber an allen Präparaten leicht zu sehen.

Mit Methylenblau lassen sich alle hierhergehörigen Elemente nur sehr schwer und unvollkommen färben, weswegen der Schilderung im wesentlichen die Silberpräparate zu Grunde liegen.

Die Stäbchen-Innen- und Aussenglieder färben sich nach Golgi gewöhnlich sehr dunkelbraun und bieten nichts, was sich von den allbekannten Darstellungen unterscheidet. Genauere Strukturverhältnisse sind an so gefärbten Präparaten nicht zu erkennen.

Neben diesen Bildern kann man auch beim Ochsen ähnliche erhalten, wie sie Baquis (3) beim Marder beschreibt. Man sieht nämlich von der Membrana limitans externa nach aussen die Stäbchenfaser nicht in das glatte Stäbchen übergehen, sondern die Faser verdickt sich etwas, bildet dicke Varikositäten und endet

in verschiedenen Höhen der Stäbchenschicht entweder mit einem kleinen Knöpfchen, oder mit einer kleinen spitzen Faser.

Diese Formationen sind entweder als unvollkommene Imprägnationen aufzufassen, oder als besondere Arten von Stäbchen, oder endlich als Innenteile von Stäbchen, deren nicht gefärbte Hülle dann die bekannte Form dieser Gebilde erst zu stande kommen lassen würde. Baquis versucht nicht in seiner Abhandlung eine Erklärung dieses doch auffallenden Bildes zu geben. Mir scheint die zuletzt angedeutete Möglichkeit als die wahrscheinlichste, denn nach den sonst üblichen Methoden kann man die Stäbchen doch immer nur als gleichmässige, glatte Gebilde neben einander liegen sehen.

Die Zapfen färben sich ebenfalls in Zusammenhang mit ihrer Faser vollständig gleichmässig und lassen weder am Aussenglied noch am Innenglied die bekannten Details erkennen.

Die Stäbchenfasern, die von der Limitans externa bis zur äusseren retikulären Schicht reichen, haben einen leicht geschlängelten Verlauf und sind deutlich varikös. An irgend einer Stelle liegt eingeschaltet das Stäbchenkorn, dessen Mitte gewöhnlich durchscheinend braunrot erscheint. Eine Querstreifung ist nicht zu erkennen.

An der äusseren retikulären Schicht endet die Faser mit einem kleinen Knöpfchen.

Wenn das Faserkorn ganz dicht an der retikulären Schicht liegt, bildet es selber die Endigung der Faser, wenigstens habe ich trotz vielfacher Bemühungen keine Fortsetzung der Faser in absteigender Richtung wahrnehmen können.

Im Gegensatz zu den Stäbchenfasern sind die Zapfenfasern immer ganz glatt und schwellen vor ihrer Endigung konisch an; von dieser Verbreitung gehen dann in horizontaler Richtung zahlreiche feine Fasern ab, die ohne Varikositäten endigen. Die Endigungen liegen in der äusseren retikulären Schicht mehr nach innen, als die der Stäbchenfasern (Taf. XXV/XXVI, Fig. 1 *a*, *b*).

Die von Merkel (31) zuerst beschriebene und von Schwalbe und Krause bestätigte Scheide der Zapfenfaser ist an Golgipräparaten nicht als solche nachzuweisen, wahrscheinlich fallen aber die Konturen der geschwärzten konischen Anschwellung der Zapfenfasern und die der Scheide zusammen. Ebensowenig ist ein Aufschluss über die Ringe, die zwischen dem Ende der Zapfenfaser und der zu ihr gehörigen bipolaren Zelle, von Merkel zuerst beschrieben worden sind, mit Golgi'scher Methode zu erlangen.

Über den Zusammenhang der Fasern der Sehepithelien mit den benachbarten bipolaren und horizontalen Zellen der äusseren gangliösen Schicht stehen zwei Ansichten schroff einander gegenüber. Tartuferi (48) und Baquis (3) zeichnen ausserordentlich zahlreiche Fasern zwischen den Endigungen der eben erwähnten Elemente, die einen kontinuierlichen Zusammenhang derselben beweisen sollen, Ramón y Cajal (12) verwahrt sich auf das Allerentschiedenste gegen eine derartige Auffassung und behauptet, dass die Endigungen der Stäbchenfasern in gabelförmigen Endfasern der genannten Zellen der äusseren gangliösen Schicht eingebettet liegen, und dass die Enden der Zapfenfasern nur in Berührung mit den zugehörigen Ganglienzellen treten sollen.

Dogiel (13) kann nach seinen Methylenblaupräparaten bisher kein sicheres Urteil abgeben.

Diese Frage ist von grosser prinzipieller Bedeutung und zwar nicht deswegen, weil es sich hier um Anastomosen zwischen Ganglienzellen handelt — denn ich sehe keinen Grund ein, diese Sehzellen nach Retzius (41), Cajal und Kölliker (26) durchaus als Ganglienzellen ansehen zu müssen —, sondern weil hier die Frage zur Erörterung kommt, ob Verbindungen zwischen Elementen epithelialer und nervöser Natur existieren.

Diese Möglichkeit ist an Golgipräparaten nicht ganz leicht zu entscheiden, da nicht sehr oft beide verschiedenartigen Elemente an denselben Schnitten gefärbt sind. Ich habe aber

einige Präparate gesehen, wo ganz deutlich eine Faser der bipolaren Zelle an ein Endknöpfchen der Stäbchenfaser herantrat (Fig. 16). Man kann freilich aus solchen Präparaten, wie vorher bei der Frage nach den Anastomosen zwischen Ganglienzellen genauer erörtert wurde, noch nicht mit absoluter Sicherheit auf eine wirkliche organische Verschmelzung beider Elemente schliessen, doch hat die Faser der Ganglienzelle, die zu dem Stäbchen hintritt, wie aus der Fig. 16, Taf. XXVIII ersichtlich ist, einen ganz besonderen Verlauf, um zu dem Endknöpfchen zu gelangen. Solche Bilder, wie das eben angeführte, haben meiner Meinung nach für diese Frage eine grosse Bedeutung und man darf sie nicht ohne weiteres ausser Acht lassen und sagen, dass eine derartige Verbindung unmöglich ist.

Früher ist, wie ich noch bemerken muss, von Merkel behauptet worden, dass die Knöpfchen am Ende der Stäbchenfasern nicht das wirkliche Ende derselben sind, sondern dass noch Fasern von ihm nach der äusseren retikulären Substanz gingen. Einen Zusammenhang mit einer bipolaren Zelle hat er aber nicht nachweisen können.

Dass die Zapfenendfasern mit den Bipolaren zusammenhängen, habe ich bisher nicht konstatieren können, Merkel hat sie aber mit seiner Isolationsmethode dargestellt.

Sehr zu bedauern ist, dass die Ehrlich'sche Methode zur Beurteilung dieser Verhältnisse nur so unvollkommen zu gebrauchen ist, wahrscheinlich ist aber von ihr, wenn die Technik sich vervollkommnen lassen sollte, Aufschluss zu erlangen.

Äussere retikuläre Schicht.

Im allgemeinen Teil wurde schon hervorgehoben, dass hier nur eine dichte Durchflechtung der Endigungen der Elemente der beiden angrenzenden Schichten anzunehmen ist. Es treten an dieser Stelle die Endknöpfchen der Stäbchenfasern, die Ästchen der Füsse der Zapfenfasern einerseits und die gleich näher zu beschreibenden Ausbreitungen der verschiedenen Arten

der bipolaren und horizontalen Zellen andererseits zusammen. Endlich schicken auch noch die Müller'schen Radialfasern feine Zweige hierher.

Dadurch, dass sich die Endigungen der zuerst genannten Elemente in verschiedener Höhe ausbreiten, kommt hier eine deutliche Schichtung zustande, die schon von W. Müller beschrieben wurde. Am weitesten nach aussen liegen nämlich die Enden der Stäbchenfasern und der zu ihnen hintretenden Bipolaren, während die Zapfenfaserfüsse mit ihren zugehörigen Bipolaren mehr nach innen liegen.

Die Zellen, die mehr oder weniger vollständig in diese Schicht von innen her hineinragen, sollen zusammenhängend in der folgenden Abteilung der Retina beschrieben werden.

Äussere gangliöse Schicht.

Diesen von Henle eingeführten Namen kann man sehr wohl beibehalten, da er bezeichnender ist als innere Körner schicht, denn es liegen in ihr verschiedene Arten von Ganglienzellen, die mit den später zu schildernden inneren Ganglienzellen teilweise in Beziehung treten.

Die einzelnen Arten von Ganglienzellen dieser Schicht sollen nicht nach dem Vorgange von Ramón y Cajal ebenso vielen verschieden benannten Lagen zugeteilt werden, da die Übersichtlichkeit des Baues der Retina dadurch wohl ganz abhanden gehen muss.

Es gehören drei Gruppen von Ganglienzellen dieser Schicht an.

1. Die horizontalen Zellen (Ramón), die von verschiedenen Autoren leider ganz verschieden benannt worden sind, z. B. basale Zellen, tangentiale Fulkrumzellen (W. Müller [36]), sternförmige oder subepitheliale Zellen (Tartuferi [48]). Die Bezeichnung „horizontal" passt für diese Zellart wohl am besten, erstens deswegen, weil mit diesem Namen kein Vorurteil über

ihre Bestimmung erweckt wird, und zweitens, weil die vorwiegend horizontale Ausbreitung ihrer Fortsätze für sie ungemein charakteristisch ist.

2. Die bipolaren Zellen, die jetzt wohl allgemein so genannt werden. Sie entsprechen den von W. Müller unter dem Namen Ganglion retinae zusammengefassten Zellen. Da diese letztere Bezeichnung durchaus nicht glücklich gewählt ist, soll sie auch von mir nicht mehr angewendet werden.

3. Die pararetikulären Zellen. Mit diesem Namen mögen die von W. Müller sogenannten „Spongioblasten“ bezeichnet werden. Das Bedürfnis diesen Namen fallen zu lassen, da er eine mindestens unbewiesene Funktion diesen Zellen zuerteilt, ist in letzter Zeit allgemein anerkannt worden. Ramón y Cajal hat für sie einen neugebildeten Namen vorgeschlagen; er nennt sie „Amakrinen“, womit er bezeichnen will, dass diese Zellen sich durch das Fehlen eines langen Fortsatzes (Hauptfortsatzes) auszeichnen. Wenn er aber zur Schicht der Amakrinen Zellen rechnet, die einen Nervenfortsatz haben, wie sie z. B. bei den Fischen etc. vorkommen, so ist damit die Berechtigung dieses Namens hinfällig geworden. Das Wort „pararetikulär“ bezeichnet aber nur ihre Lage, die fast ganz konstant dicht an der Grenze der inneren retikulären Substanz ist.

Diese letztere Thatsache hat von vornherein überhaupt den Anlass gegeben, sie als besondere Zellen zu klassifizieren, und so scheint es wohl angängig ihnen einen Namen zu geben, der diesen Umstand besonders hervorhebt.

Es sollen nun die eben aufgezählten Zellarten ausführlich beschrieben werden.

1. Die horizontalen Zellen. (Taf. XXV, Fig. 1 *i*, *k* 5, 6, Taf. XXVII, Fig. 26, 27.)

Diese Zellen sind schon von Müller (35) 1851 beschrieben, dann von Leydig (29) bestätigt worden. Später haben sie

M. Schultze (46), W. Krause, Rivolta (42), Golgi, Manfredi (19), Schwalbe (44), Merkel (32) und Kölliker (25) genauer untersucht; sie sind aber ganz verschieden gedeutet worden. In letzter Zeit hat Schiefferdecker (45) und dann Tartuferi (48), Dogiel (13) und Cajal (6—12) die eingehendsten Beschreibungen von ihnen geliefert.

Schiefferdecker, der sie konzentrische Stützzellen im Gegensatz zu den schon länger bekannten radiären Stützzellen nennt, beschreibt ihrer Lage nach drei verschiedenen Arten:

1. äussere konzentrische Stützzellen,
2. innere konzentrische Stützzellen,
3. mittlere konzentrische Stützzellen,

giebt aber an, dass er die äusseren Zellen bei den Säugetieren nicht gefunden habe.

Tartuferi, der diese Zellen zuerst mit der Golgi'schen Methode dargestellt hat, beschreibt zwei Arten:

1. sternförmige Zellen von mittlerer Grösse; sie liegen am weitesten nach aussen,

2. sehr grosse Zellen, die mehr nach innen von den eben geschilderten liegen. Ihre Protoplasmafortsätze sind sehr dick, sie haben ausserdem einen horizontal verlaufenden Hauptfortsatz und einen absteigenden Fortsatz, der sich in der inneren retikulären Substanz verzweigt.

Dogiel beschreibt, wenn er auch der Grösse nach zwei Abteilungen unterscheidet, wie Ramón y Cajal ganz richtig bemerkt, nur die Zellen, die Tartuferi in seiner zweiten Klasse unterbringt.

Ausserdem behauptet er, dass sie einen Achsencylinderfortsatz haben, der zur Optikusnervenfaser wird.

Ramón y Cajal teilt diese Zellen in zwei Hauptklassen:

1. äussere horizontale Zellen,
2. innere horizontale Zellen,

letztere sind sehr grosse, ausgebreitete Zellen und lassen sich

noch in zwei Unterabteilungen scheiden: die einen haben einen absteigenden Fortsatz, während die andere ihn entbehren.

Die wichtigste Thatsache bei der Beurteilung dieser horizontalen Zellen ist jedenfalls die, dass einige einen oder mehrere absteigende Fortsätze haben, und andere ohne solche Fortsätze sind. Darnach sollen sie hier eingeteilt werden:

1. in Zellen, die absteigende Fortsätze entsenden (Taf. XXV, Fig. 1 *i*) und

2. in Zellen, die nur horizontale Fortsätze haben (Fig. 1 *k*).

Ob die eine Art mitunter mehr nach aussen, die andere mehr nach innen liegt, halte ich dabei für ziemlich unwesentlich.

Die Zellen der ersten Art sind von sehr grossen Dimensionen. Ihr Zellleib ist sehr gross, viel grösser als der irgend einer Zelle in den äusseren Schichten der Retina. Ihre aufsteigenden Dendriten sind dick und entsenden ziemlich kurze, zahlreiche, meist sehr feine Ästchen. Gewöhnlich entsenden sie nur einen absteigenden Fortsatz, der breit aus einer konischen Zuspitzung der inneren Seite des Zellleibes entspringt. Es kommen aber an dieser Stelle, wie man an einigen Präparaten sehen kann, auch zwei gleich dicke Äste aus der Zelle heraus.

Diese absteigenden Fortsätze gehen in die mittleren Schichten der inneren retikulären Substanz und schicken dort mehrere ziemlich schnell feiner werdende, horizontal verlaufende kurze Zweige ab.

Ausserdem haben sie noch einen langen horizontal verlaufenden Hauptfortsatz.

An Golgipräparaten ist dieser sehr bemerkenswerte Fortsatz gewöhnlich nicht auf lange Strecken zu verfolgen. An Methylenblaupräparaten, namentlich an der Netzhaut des Pferdes, das diese Elemente sehr zahlreich besitzt, kann man diesen Fortsatz aber auch bei schwachen Vergrösserungen durch viele Gesichtsfelder hin verfolgen. Er ist dort, ebenso wie die ganze Zelle, hellblau gefärbt, und unterscheidet sich schon dadurch

ganz deutlich von den tiefblau gefärbten Optikusnervenfasern. Ich habe auch nie beobachtet, dass er einmal in eine Optikusfaser übergeht, wie das Dogiel an der Netzhaut des Menschen gesehen haben will. Kollateraläste sind bei seinem Austritt aus der Zelle nie zu sehen, dagegen kann man wohl seine Endverzweigung beobachten: die Faser teilt sich in drei bis vier dicke Äste, die z. T. konisch anschwellen und zahlreiche ganz feine sich weiter verästelnde Zweige besitzen (Taf. XXV/VI, Fig. 7).

Diese letzteren Bilder stimmen mit den von Cajal nach Golgipräparaten gezeichneten Abbildungen überein.

An Golgipräparaten ist ein direkter Übergang der Hauptfortsätze in diese Endausbreitung nicht leicht zu sehen; die stark sich verzweigenden Endigungen allein jedoch oft zu beobachten. Kurz vor der Endverzweigung sieht man feine kollaterale Ästchen abgehen.

Es scheint mir wichtig, noch einmal zu betonen, dass diese Hauptfortsätze sich an keiner Stelle ihres Verlaufes von den äusseren retikulären Substanz entfernen, sondern immer die Tendenz haben, ihre Endäste nach den Endigungen der Stäbchen- und Zapfenfasern zu schicken.

Die horizontalen Zellen, die zu der zweiten Art gehören, die oben namhaft gemacht wurde, sind im allgemeinen von geringerer Grösse (Taf. XXV, Fig. 1 *k*). Ihr Zellleib ist niemals so riesengross, wie der der eben beschriebenen. Er ist im Vergleich zu den Fortsätzen vielmehr ziemlich klein und zeigt sich nach den inneren Schichten der Netzhaut hin gewöhnlich etwas kugelig vorgewölbt. Die horizontal verlaufenden Dendriten sind sehr fein, sehr zahlreich und verästeln sich verhältnismässig sehr wenig. Ihre Enden neigen sich der äusseren retikulären Schicht zu; der Hauptfortsatz ist gewöhnlich kurz, verläuft horizontal und entsendet zahlreiche Kollateralen (Taf. XXVIII, Fig. 26). Es kommen jedoch auch Zellen mit sehr langen derartigen Fortsätzen vor, wie man wieder besser an Methylenblaupräparaten beobachten

kann. Die Zellkörper haben, was namentlich an Präparaten, die mit pikrinsaurem Ammoniak fixiert sind, deutlich hervortritt, viele dunkelblau gefärbte rundliche Stellen, die z. T. auch auf die Fortsätze übergehen. Cajal macht in einer Figurenerklärung auch darauf aufmerksam (Taf. XXVI, Fig. 5).

Die von Baquis (3) als cellules piramidales communicantis beim Marder beschriebenen Zellen sind offenbar nichts anders als horizontale Zellen mit absteigenden Fortsätzen. Eine Pyramidenform kann man ja auch bei den Zellen anderer Wirbeltiere erkennen, wenn auch nicht so in die Augen fallend, wie bei diesen offenbar schematisierten Abbildungen.

Anastomosen zwischen den Fortsätzen der benachbarten horizontalen Zellen habe ich bei Methylenblaupräparaten niemals beobachten können. Die Fortsätze der häufig ziemlich dicht nebeneinander liegenden Zellen gehen vielfach durcheinander, zeigen aber niemals einen organischen Zusammenhang (Taf. XXV, Fig. 6).

Die von Cajal an den Stellen, wo die Fortsätze sich teilen, beschriebenen dreieckigen Verbreiterungen, dürfen für diese Zellen durchaus nicht als irgend etwas charakteristisches angesehen werden, denn man findet dieselben Erscheinungen bei vielen anderen Zellen, namentlich schön z. B. bei den Optikusganglienzellen.

2. Die bipolaren Zellen.

Diese Zellen, die ihrer eigentümlichen Form nach schon lange bekannt sind, werden auch von den neueren Beobachtern Tartuferi, Dogiel und Ramón y Cajal, ziemlich übereinstimmend geschildert. Der letztere hat drei verschiedene Haupttypen aufgestellt, und damit eine Einteilung geschaffen, die auch der jetzt folgenden Beschreibung zu Grunde gelegt ist.

Das Hauptcharakteristikum der genannten Gebilde stellen die nach entgegengesetzten Seiten hin verlaufenden Fortsätze dar: diese haben nämlich eine aufsteigende und absteigende

Richtung, eine Thatsache, die ja auch bei der Benennung der Zellen ausschlaggebend gewesen ist.

Ihre Gestalt wechselt, wie Dogiel ganz richtig bemerkt hat, nach ihrer Lage in der äusseren gangliösen Schicht. Die näher an der äusseren retikulären Schicht gelegenen Zellen haben einen kegelförmig gestalteten (die Basis des Kegels liegt nach der äusseren retikulären Substanz hin), und die mehr nach innen liegenden einen nach zwei Seiten zugespitzten Körper, was ja leicht daraus zu erklären ist, dass sie schliesslich alle ihre aufsteigenden Fortsätze in die äussere und ihren absteigenden Fortsatz in die innere retikuläre Substanz einsenken müssen.

Die aufsteigenden Fortsätze sind im allgemeinen sehr zahlreich und fein, aber nie varikös, der absteigende Fortsatz geht immer als eine gleichmässig dicke Faser aus dem konisch sich zuspitzenden Zellleibe hervor und verästelt sich nach längerem oder kürzerem Verlaufe in ziemlich dicken varikösen Zweigen in der inneren retikulären Substanz[1]).

Nach der Gestaltung der Fortsätze kann man nun zunächst zwei Arten von Zellen unterscheiden.

a. Die aufsteigenden Fortsätze gehen in einem mehr oder weniger dichten Büschel zur äusseren granulierten Substanz; dabei teilen sich die Ästchen ziemlich oft dichotomisch. Der Verlauf der Fasern ist dabei also im allgemeinen ein radiärer, d. h. sie haben wenig Neigung sich in horizontaler Richtung auszubreiten. Die absteigende Faser geht bis in die untersten Lagen der inneren retikulären Substanz und verästelt sich mit zwei oder drei kürzeren, sich nicht wesentlich verjüngenden Zweigen, die meist am Ende ein wenig kolbig oder kugelig an-

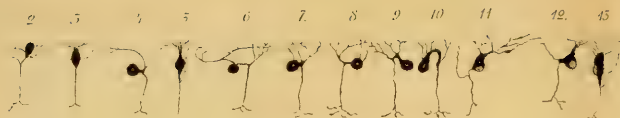
---

1) Dieser absteigende Fortsatz wird von Cajal als Achsencylinderfortsatz gedeutet. Ich will ihn, wie vorgeschlagen, Hauptfortsatz nennen, denn er ist ja offenbar der längste Fortsatz, der auch noch spezielle fortleitende Funktionen haben muss. Am Schlusse der Auseinandersetzung über die Bipolaren komme ich noch einmal auf diese Frage zurück.

schwellen (Taf. XXV, Fig. 1. *d*). In welche Beziehung sie dann zu den dort liegenden grossen inneren Ganglienzellen treten, lässt sich nicht mit Sicherheit angeben. Jedenfalls bilden sie keine Anastomosen mit ihnen, wie man früher annahm. Cajal glaubt, dass sie die Ganglienzellenkörper teilweise umfassen, was ja auch wahrscheinlich wird, wenn man sieht, wie nahe die Fortsätze an jene Zellleiber herantreten.

b. Die andere Art von Bipolaren zeichnet sich zunächst dadurch aus, dass die aufsteigenden Fortsätze sich horizontal ausbreiten und sich ziemlich spärlich teilen. Nur einige wenige ganz kurze Ästchen gehen direkt nach aussen. Der Busch von Ästen macht dann den Eindruck, als wenn er von oben (aussen) her plattgedrückt worden wäre, weswegen Cajal diese Zellen auch des cellules bipolaires à panache aplati nennt. Diese Art von Zellen hat ausserdem die Eigentümlichkeit, dass sie immer ganz dicht an der äusseren retikulären Schicht liegen, während die vorher beschriebenen in verschiedenen Höhen in der äusseren gangliösen Schicht verteilt sind.

Der absteigende Fortsatz ist sehr verschieden lang, nie aber so ausgedehnt wie bei der ersten Art. Zum Teil verästelt er sich schon sehr bald, nachdem er den Zellkörper verlassen hat (Taf. XXV, Fig. 1 *e-h*, Taf. XXVII, Fig. 14 u. 15). Oft aber geht auch ein längerer Fortsatz in die innere retikuläre Schicht hinein und löst sich dann erst in die Endverzweigungen auf. Diese letzteren unterscheiden sich wesentlich von denen der vorher beschriebenen Zellen. Der Fortsatz teilt sich oftmals in ziemlich viele stark variköse dicke Äste, die immer mit einer Anschwellung enden; die Ausbreitung des Endbusches in horizontaler Richtung ist recht bedeutend und nimmt häufig einen grösseren Flächenraum ein als die der aufsteigenden Fortsätze derselben Zelle. Dadurch, dass diese Fortsätze in verschiedenen Höhen der retikulären Schicht enden, entstehen in dieser Schicht wieder einige Lagen, denen Cajal eine grosse












19.
in ret Sch




m ret Sch

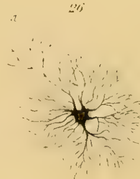














Bedeutung zuzulegen scheint, die aber meiner Meinung nach ungerechtfertigt ist, da die Zahl der Lagen durchaus wechselnd ist. Es ist eben hier dasselbe Prinzip durchgeführt, das wir so oft im Körper finden: um den nötigen Raum auf möglichst kleinem Flächenabschnitt für eine grössere Anzahl von Elementen zu gewinnen, liegen sie in verschiedenen Höhen.

Man sieht mitunter Zellen, wie sie auch Cajal beschreibt, deren absteigender Fortsatz sich in zwei verschiedene Lagen der retikulären Schicht ausbreitet (Taf. XXV, Fig. 1 *h*). Durch die Endigung dieser Fortsätze in verschiedenen Höhen der inneren retikulären Substanz, kommen diese Streifen zustande, die schon früher beschrieben sind und von denen unten die Rede sein soll.

Die Zahl der Zellen der zweiten Art tritt an Golgipräparaten ganz entschieden zurück gegenüber den Zellen der ersten Art. An Methylenblaupräparaten sind sie indes häufiger und leichter zu sehen, als die anderen. Unrichtig ist, was Cajal angiebt, dass sich die erste Art überhaupt nicht mit Methylenblau färbt. Anastomosen glaube ich, wie schon früher gesagt, nur bei den aufsteigenden Fortsätzen gesehen zu haben, nie bei den Absteigenden.

Die von Dogiel beschriebenen intraepithelial, d. h. zwischen den Stäbchen und Zapfen, endigenden aufsteigenden Fortsätze habe ich an Golgipräparaten nie sehen können. An Methylenblauflächenpräparaten, die etwas gedrückt wurden, damit von den Elementen Schrägansichten gewonnen werden konnten, sieht man wohl einige durch besondere Länge imponierende aufsteigende Fortsätze, diese konnten aber nie mit Sicherheit in die Stäbchen- und Zapfenschicht hinein verfolgt werden. Somit halte ich die Existenz derartiger Fasern, wie sie bei niederen Wirbeltieren sicher bekannt sind, für die Säugetiere doch noch nicht für bewiesen.

Terminale Netze, die ebenfalls Dogiel für die Endigungen

der aufsteigenden Fortsätze in Anspruch nimmt, wurden weder an Golgi- noch an Methylenblaupräparaten gesehen.

Cajal nimmt für die beiden oben erwähnten Zellarten noch einen sehr wesentlichen funktionellen Unterschied an. Die erste Art bringt er mit den Stäbchen (bipolares para bastones, bipolaires à panache vertical ou destinés aux bâtonnets), die zweite Art mit den Zapfen (bipolares para conos, bipolaires à panache aplati ou destinés aux cônes) in Beziehung. Diese Thatsache hat er zuerst an den niederen Wirbeltieren erkannt, und dann auch bei den Säugetieren bestätigt gesehen.

Auf Beschreibung der Verbindung der Zellen mit den Stäbchen- und Zapfenfasern kann hier verzichtet werden, da das Wichtigste davon oben schon gesagt wurde; zu der Hypothese Cajals soll aber nach meinen eigenen Beobachtungen bemerkt werden, dass es allerdings den Anschein hat, als ob die erste Art der Bipolaren mit den Stäbchen, und zwar jede einzelne Zelle mit mehreren Stäbchen in Beziehung tritt, ich glaube aber nicht, dass die zweite Art von diesen Zellen mit nur einem einzigen Zapfen zusammenhängt, aus dem einfachen Grunde, weil die Endausbreitung eines Zapfens meistens sehr viel kleiner ist, als die Ausbreitung eines aufsteigenden Busches der bipolaren Zelle. Deshalb muss man wohl annehmen, dass auch noch Stäbchen oder auch einzelne Fasern der naheliegenden Zapfenendigungen zu diesen Zellen gehören, da es nämlich schwer zu denken ist, dass mehrere Zapfen in ihrer gesamten Ausdehnung zu einer derartigen Zelle gehören können; dazu würde die Anordnung und die Länge der Äste doch nicht ausreichen[1]).

Ausser diesen beiden Arten von Zellen giebt es nun noch eine dritte, die Ramòn y Cajal auch beschrieben hat. Es

[1]) Zwei verschiedene Arten von Bipolaren werden auch von Kuhnt (28) und Merkel (31) schon beschrieben, und Kuhnt behauptet, dass eine Bipolare nur mit einem Zapfenfusskegel in Zusammenhang steht.

sind dies Zellen mit ausserordentlich langen, horizontal verlaufenden aufsteigenden Fortsätzen; dieselben sind so lang, dass sie einen Flächenraum umfassen wie drei bis vier der eben geschilderten Zellen (Taf. XXV, Fig. 1 *c*).

Dem Verhalten ihres absteigenden Fortsatzes nach gehören sie zu der zweiten Art. Von ihnen kann man annehmen, dass sie mehrere Zapfen umgreifen können, und Cajal glaubt auch noch, dass sie zu den Stäbchen in Beziehung treten.

Im Anschluss an diese Haupttypen von Bipolaren will ich noch einige nicht sehr häufige aber bemerkenswerte Varietäten beschreiben, die ich an Golgipräparaten beobachten konnte.

Zunächst soll die Art erwähnt werden, die Dogiel zu den „subepithelialen" (horizontalen) Zellen rechnet, während Cajal ähnlich gestaltete als bipolaires déplacées bei niederen Wirbeltieren, nie aber bei Säugern beschreibt. Sie zeichnen sich dadurch aus, dass im allgemeinen die auf- und absteigenden Fortsätze von derselben (inneren) Seite der Zelle entspringen, und zwar gewöhnlich von einem gemeinsamen ziemlich dicken Fortsatze des Zellleibes (Taf. XXVII, Fig. 2).

Diese bemerkenswerte Thatsache, dass aufsteigende wie absteigende Fortsätze der Bipolaren, wenigstens teilweise aus einem gemeinsamen Aste entspringen, der dann meist seitlich aus der Zelle kommt, habe ich mehrfach konstatiert.

Ferner sind Zellen zu beobachten, die ebenfalls Besonderheiten ihrer aufsteigenden Fortsätze haben und die Figuren 3, 4, 5 der Tafel XXVII zeigen, wie man sich die Entstehung derartiger Varietäten möglicherweise zu denken hat.

Die Zelle Fig. 3 hat ausser den normalen auf- und absteigenden Fortsätzen noch einen der seitlich aus dem Zellleib entspringt; bei der nächsten Zelle (Fig. 4) ist dieser seitliche Fortsatz dem absteigenden näher gerückt, und beide entspringen aus einem gemeinsamen kurzen Fortsatz der Zelle. Die Zelle Fig. 5 zeigt endlich das merkwürdige Verhalten, dass ein aufsteigender

Fortsatz aus dem absteigenden entspringt, was man wohl so erklären könnte, dass der eben erwähnte kurze gemeinsame Fortsatz in absteigender Richtung verlängert ist.

Diese an sich ziemlich seltenen Thatsachen würden hier nicht erwähnt werden, wenn ich nicht glaubte, dass sie von allgemeiner Bedeutung sind. Denn wenn man sieht, dass aus dem „Achsencylinderfortsatz" Dendriten entspringen, so wird dadurch die Berechtigung, ihn so zu nennen, doch hinfällig, und mir scheint hierfür der Name „Hauptfortsatz" viel geeigneter zu sein.

Ob diese eben beschriebenen Bildungen, die beim ausgewachsenen Tiere zu finden sind, entwickelungsgeschichtlich zu erklären sind, kann ich nicht sagen, darüber müssen neue Untersuchungen Auskunft geben.

3. Die pararetikulären Zellen.

Mit diesem Namen sollen also die früheren „Spongioblasten" bezeichnet werden, denn es ist aus dem oben angeführten Grunde wünschenswert, dass dieser alte Name endlich einmal aufgegeben werde.

Charakterisiert sind diese Zellen, wenigstens bei den Säugetieren, dadurch, dass sie keinen Hauptfortsatz haben, dass vielmehr sämtliche Fortsätze äusserlich gleichgestaltet sind, und dass sie sich mit ganz verschwindenden Ausnahmen an der äusseren Grenze der inneren retikulären Substanz befinden.

Ihrer Gestalt und der Endigung ihrer Fortsätze nach kann man im allgemeinen zwei Hauptarten unterscheiden:

1. solche, die alle ihre Fortsätze in verschiedenen Höhen der ganzen Dicke der inneren granulierten Schicht endigen lassen, und

2 solche, die ihre Fortsätze in eine bestimmte Lage dieser Schicht schicken.

Dogiel unterscheidet noch zwei Formen, die er beim Menschen gefunden haben will: beide haben die Eigentümlichkeit, dass sie Nervenfasern zum Nervus opticus schicken sollen.

Bei den einen geht dieser Fortsatz von dem Zellleibe selber aus, bei den anderen geht er aber von einer Vereinigung mehrerer konvergierender Protoplasmafortsätze derselben, oder auch verschiedener Zellen aus. Weder die erstere noch die letztere Thatsache, die besonders für unsere Auffassung von den Ganglienzellenfortsätzen von Bedeutung wäre, haben sich an meinen Präparaten trotz eifriger Nachforschungen konstatieren lassen. Auch Cajal (12) glaubt nicht daran.

Der Vorwurf, den Cajal der Methylenblaumethode macht, dass durch sie allein die erste der vorhin aufgestellten Zellarten gefärbt werde, ist sicherlich falsch. Es lassen sich auch damit die zur zweiten Kategorie gehörigen Zellen erkennen, wie die beigegebenen Figuren beweisen (Taf. XXV, Fig. 4).

Die Zellen der ersten Klasse, die also ihre Fortsätze in alle Lagen der inneren retikulären Schicht hineinsenden, lassen sich noch leicht in zwei verschiedene Unterabteilungen trennen.

a) Zellen mit nicht sehr grossem rundlichen Zellleib, der nach innen sich zuspitzend in einen dicken Fortsatz übergeht, dessen Ende bis dicht an die inneren Ganglienzellen heranreicht. Auf diesem Wege entsendet er radiär nach allen Richtungen zahlreiche sich stark verästelnde, variköse, mit Knöpfchen endigende dünnere Fasern. Diese Zellen haben etwas ungemein charakteristisches und man kann sie an Golgipräparaten ausserordentlich häufig beobachten, doch auch in Methylenblaupräparaten tritt ihre eigentümliche Form deutlich hervor (Taf. XXV, Fig. 1 *g*).

b) Die zweite Art hat einen rundlichen Körper, der an der inneren Seite zahlreiche feine, variköse Fortsätze in die verschiedensten Lagen der retikulären Schicht hineinsendet, die sich mit denen benachbarter Zellen in einen ungemein dichten Filz verflechten (Taf. XXV, Fig. 1 *p*, Taf. XXVII, Fig. 20). Auch sie sind an vielen Präparaten zu sehen.

Zu der zweiten Klasse der pararetikulären Zellen rechnet Cajal fünf verschiedene Zelltypen, die er danach unterscheidet,

dass sie sich in fünf verschiedenen Lagen der retikulären Schicht mit ihren Endästen ausbreiten.

Auf die Zahl dieser Lagen braucht man aus dem oben angeführten Grunde kein besonderes Gewicht zu legen, sondern man kann alle diese Zellen gemeinsam beschreiben, da sie doch einen gemeinsamen Haupttypus erkennen lassen.

Zunächst sind die Zellen zu erwähnen, die ihre Äste an der äusseren Grenze der retikulären Schicht ausbreiten (Taf. XXV, Fig. 1 *l*).

Ihr Körper ist, wie der aller folgenden Zellen auf dem Querschnitt der Retina rundlich, während er auf Flächenbildern, wo man auf die Zelle von oben herabsieht, häufig vieleckig erscheint. Die Fortsätze gehen, nachdem sie den Körper verlassen haben, horizontal ab, werden nach kurzem Verlauf fein varikös und haben oft eine ungemein weite Ausdehnung; man kann sie namentlich an Flächenbildern (auch bei schwachen Vergrösserungen) oft durch mehrere Gesichtsfelder hindurch verfolgen. Zuweilen kann man, natürlich nur an Querschnittsbildern, gerade bei diesen Zellen beobachten, dass sie auch einige kurze aufsteigende Fortsätze ausschicken (Taf. XXVII, Fig. 18). Es könnten diese Bilder dadurch erklärt werden, dass die Zellen schräg durch den Schnitt getroffen sind, aber die übrigen Teile des Präparates lassen eine solche Schnittführung nicht erkennen.

Die anderen hierher gehörigen Zellen haben das gemeinsame, dass sie einen dicken absteigenden Fortsatz entsenden, der dann nach verschieden langem Verlauf seine horizontalen Endäste abgiebt (Taf. XXV, Fig. 1 *m-o*).

Nach der Grösse und geringen Abweichungen in der Gestalt der Zellleiber noch besondere Unterabteilungen bei diesen Zellen zu unterscheiden, wie es Cajal gethan hat, ist wohl überflüssig.

Als besonders auffallende Gebilde sollen noch hierhergehörige Zellen erwähnt werden, die namentlich auf Flächenbildern gut zu beobachten sind. Sie haben einen kleinen Zell-

körper und ungemein lange, wenige, feine Fortsätze, die mitunter nur nach zwei entgegengesetzten Richtungen von der Zelle ausgehen; in dem Falle erscheint die ganze Zelle wie eine sehr lange Faser mit einer Anschwellung, die vom Zellleibe eingenommen wird (Taf. XXVII, Fig. 23 *a*, *b*).

Die der zweiten oben aufgestellten Art angehörigen Zellen sind im allgemeinen in nicht sehr grosser Zahl in den Präparaten und demgemäss wohl auch in der ganzen Netzhaut zu finden. Sie stimmen in der Häufigkeit ungefähr mit der zweiten Art der geschilderten Bipolaren überein, und es scheint wohl berechtigt, einen Zusammenhang oder eine Zusammengehörigkeit dieser beiden Elemente zu vermuten. Anastomosen sind auch bei den pararetikulären Zellen, wie hier noch einmal betont sei, weder untereinander noch mit anderen Arten von Zellen gefunden.

Mitunter kann man bei Golgipräparaten wohl zu dieser Gruppe gehörige Zellen finden, deren Körper ganz in der retikulären Substanz gelegen sind und die auf- und absteigende Fortsätze entsenden. Sie müssen jedenfalls als deplacierte Zellen aufgefasst werden, wie es auch Cajal will. Sie sind sehr selten und man muss viele hunderte von Präparaten durchsuchen, ehe man eine solche findet.

Innere retikuläre Schicht.

Auch von dieser Schicht ist oben ausführlich die Rede gewesen und dabei hervorgehoben, dass ihr granuliertes Aussehen nicht einer mit Körnchen versehenen Grundsubstanz zuzuschreiben ist, sondern, dass die Körner nichts weiter sind, als Kreuzungspunkte und Querschnitte von feinen und allerfeinsten Fasern.

Diese Fasern entstammen von folgenden Zellen, deren Verästelung ganz oder zum grossen Teil in dieser Schicht erfolgt:

1. die eine Art von horizontalen Zellen, die absteigende Fortsätze haben;

2. die verschiedenen Arten von bipolaren Zellen mit ihren absteigenden Fortsätzen;

3. die pararetikulären Zellen mit allen ihren Fortsätzen;

4. die aufsteigenden Fortsätze der inneren Ganglienzellen;

5. die Müller'schen Stützzellen mit einem grossen Teil ihrer Ästchen;

6. die in der Nervenfaser- und inneren ganglösen Schicht liegenden Neurogliazellen mit einigen ihrer Fortsätze.

Von Wagner (50) ist zuerst an Vogelaugen in dieser Schicht eine deutliche konzentrische Streifung beschrieben worden, auch an Säugetieraugen ist sie dann später, wenn auch nicht so deutlich gesehen worden. Man konnte bisher für diese Erscheinung keine ausreichende Erklärung finden. Wenn man aber an Dickendurchschnitten nach Golgi'scher Methode gut gefärbter Netzhäute sieht, wie die zweite Art der bipolaren und pararetikulären Zellen und bestimmte Arten der inneren Ganglienzellen in verschiedenen Höhen dieser Schicht enden, dann kann man sich das Zustandekommen dieser konzentrischen Streifung wohl erklären (Taf. XXV, Fig. 1, Taf. XXVII, Fig. 17, 19, 20).

Die Zahl der Streifen ist bei den verschiedenen Tierklassen verschieden, und findet in dem oben angeführten Grunde seine Erklärung.

Innere ganglöse Schicht.

Alle zu dieser Schicht gehörigen Ganglienzellen haben einen Hauptfortsatz, der zum Achsencylinder im Nervus opticus wird. Allerdings zeigen nicht immer alle Zellen an Golgipräparaten dies Verhalten, aber das hat wohl nur seinen Grund in der unvollständigen Imprägnation. Auch die Methylenblaupräparate zeigen durchaus nicht immer diesen Fortsatz im Zusammenhang mit der Zelle, was hier dadurch zu erklären ist, dass die Färbung der Zelle und des Fortsatzes nicht zu gleicher Zeit, sondern oft nacheinander eintritt.

Dieser Fortsatz, der hier also mit Recht Nervenfaserfortsatz genannt werden kann, entspringt meistens aus dem Leib der Zelle direkt, und zwar aus den inneren, seitlichen oder äusseren Abschnitten der Zelle, wie man leicht an Golgi- und Methylenblaupräparaten konstatieren kann.

Es kommt aber auch vor, dass er mit einem Dendriten aus einem kurzen, dicken Ast der Zelle entspringt, oder auch sogar von einem Dendriten, der sich schon geteilt hat (Taf. XXV, Fig. 2). Dieses letztere Verhalten kann man am leichtesten an Flächenpräparaten konstatieren.

An Methylenblaupräparaten kann man häufig sehen, dass die Nervenfaser kurz nach ihrem Austritt aus der Zelle eine mitunter leicht verdickte Stelle zeigt, die besonders intensiv gefärbt ist. Nachdem die Faser die Zelle verlassen, geht sie entweder gradlinig zur Nervenfaserschicht, oder erst nach einem bogenförmigen Verlauf. Ja, es ist sogar zu beobachten, dass sie einen geschlossenen Kreis um den Körper der Zelle herum beschreibt, um sich erst dann in die Richtung der übrigen Fasern zu begeben.

Über die Struktur der Zellen lässt sich nach Methylenblaupräparaten aussagen, dass eine deutliche Streifung von ausserordentlicher Feinheit an ihrem Protoplasma nachzuweisen ist, die sich auch mit Sicherheit auf die dickeren Fortsätze hin verfolgen lässt. An der Nervenfaser kann man aber diese Streifung nie beobachten, diese erscheint, sobald sie deutlich als solche zu erkennen ist, immer ganz homogen.

Die Dendriten teilen sich meist ganz regelmässig dichotomisch, und an den Teilungsstellen ist deutlich eine dreieckige Verbreiterung zu erkennen (Taf. XXV, Fig. 2). Ihre feinen Endigungen sind immer varikös.

Auf Querschnitten der Retina sind die Zellen nach der inneren Seite hin abgerundet, auf Flächenbildern aber haben

sie häufig eine polygonale Form, und man kann dann zugleich beobachten, dass alle Fortsätze aus einer konischen Zuspitzung des Zellleibes hervorgehen.

Anastomosen zwischen den Protoplasmafortsätzen verschiedener Zellen habe ich trotz eingehendster Untersuchungen auch an Methylenblaupräparaten nie beobachten können. Gerade diese grossen Ganglienzellen scheinen mir bei Beurteilung dieser Frage ein sehr geeignetes Objekt zu sein.

Bei niederen Wirbeltieren (Frosch) glaubte ich bei meinen früheren Untersuchungen sicher Anastomosen gesehen zu haben, es kann dies aber möglicherweise doch eine Täuschung sein, da ich damals die weit sichere Resultate liefernde Methode von Apáthy noch nicht angewendet habe. Erneute Untersuchungen werden auch darüber Aufschluss geben.

Die Gestalt der inneren Ganglienzellen ist eine ausserordentlich mannigfaltige, wie man besonders gut an Golgipräparaten sehen kann, da das Methylenblau, wie ich in Übereinstimmung mit Cajal gesehen habe, nicht alle Zellarten gleich gut färbt.

Nach der Verteilung ihrer Protoplasmafortsätze kann man drei Arten unterscheiden.

1. Die einen schicken ihre Fortsätze in alle oben erwähnten Lagen der inneren retikulären Schicht (Taf. XXV, Fig. 1 *r*, *w*. Taf. XXVII, Fig. 25).

2. Die anderen senden sie in zwei bis drei verschiedene Lagen dieser Schicht (Taf. XXV, Fig. 1, *v*).

3. Die letzten bevorzugen im grossen und ganzen nur eine bestimmte Lage (Taf. XXV, Fig. 1, *s*, *t*).

Bei allen Arten kann man grössere und kleinere Zellsorten unterscheiden, und zwar sind sie sowohl in der Ausdehnung ihrer Zellkörper, wie auch in der Länge ihrer Fortsätze verschieden.

Sehr selten kann man auch beobachten, dass innere Ganglienzellen einen Fortsatz in die äussere gangliöse Schicht entsenden (Taf. XXVII, Fig. 24).

Nervenfaserschicht.

Die von den inneren Ganglienzellen ausgehenden Nervenfasern des Optikus färben sich sowohl nach der Golgi'schen, wie auch ganz besonders leicht nach der Ehrlich'schen Methode. Letztere ist hervorragend geeignet, um über die allgemeine Verbreitung der Fasern Auskunft zu geben, die aber bei den von mir untersuchten Tieren nichts besonderes hat, da diese keine Macula lutea besitzen.

Die nach Golgi gefärbten Nerven sind regelmässig varikös. Dagegen findet man in den mit Methylenblau gefärbten Fasern gleich beim Eintritt der Färbung nur vereinzelte, die variikös sind, die übrigen erscheinen im grössten Teil ihres Verlaufes glatt und gleichmässig. Nachdem der Farbstoff lange Zeit eingewirkt hat, sind die meisten der überhaupt noch gefärbten Fasern stark variikös, z. T. haben die Varikositäten eine ungewöhnliche Dicke angenommen, sie sind vier- bis sechsfach so umfangreich geworden. Es sieht so aus, als wenn dies Phänomen auf einer Quellung beruhe. Es scheint also im Verlauf der Fasern Stellen zu geben, die leicht unter der Einwirkung verschiedener Reagentien aufquellen und dann die Varikositäten hervorrufen. Ob alle Varikositäten auf diese Weise entstehen, kann nicht mit Bestimmtheit angegeben werden, jedenfalls ist leicht zu beobachten, dass, je früher die Netzhäute zur Untersuchung kommen, desto weniger variköse Anschwellungen zu sehen sind. Dass es variköse und glatte Nervenfasern in der Netzhaut giebt, hat Max Schultze schon gezeigt.

Der Verlauf der Fasern ist durchaus nicht immer parallel den Meridianen des Auges, sondern man findet häufig solche, die diese Richtung geradlinig im Winkel kreuzen, oder in Bögen verlaufen, die z. T. dem Äquator des Auges parallel sind. Dass sie mitunter im Kreise ihre Ganglienzelle umgeben, wurde oben schon erwähnt.

Teilungen einer Nervenfaser in zwei habe ich bei Methylenblaupräparaten sicher gesehen, es konnte aber bei der nicht ganz vollständigen Färbung der Fasern nicht entschieden werden, ob zwei aus verschiedenen Ganglienzellen stammende Fasern sich zu einer vereinigten, oder ob die einer Zelle gehörige Faser sich teilt. Letzteres dürfte indes, wohl das wahrscheinlichste sein. Diese Teilungen hat zuerst Gerlach gesehen und später Kuhnt (28) an Netzhäuten, die mit Weigert'schem Hämatoxylin gefärbt waren, bestätigen können.

Nervenfasern, die in der Netzhaut frei, d. h. mit Endbäumchen endigen, wie sie Cajal bei niederen Wirbeltieren beschreibt, habe ich bei den von mir untersuchten Augen nie finden können. Dogiel bestreitet übrigens diese Thatsache entschieden, er sagt, dass die in mehr nach aussen gelegenen Schichten vorkommenden Nervenfasern alle mit dort liegenden Zellen zusammen hingen[1]).

Stützgewebe der Retina.

Zu den Elementen, die sicher nicht gangliösen Charakters sind, gehören:

1. die Müller'schen Radialfasern,
2. die Neurogliazellen.

Über die ersteren (Taf. XXV, Fig. 1 x) hat die Golgi'sche Methode nichts wesentlich Neues geliefert (mit Methylenblau färben sie sich gar nicht). Höchstens hat man deutlicher darstellen können, dass sie in alle Schichten der Retina ganz feine Fasern

1) Kuhnt (28) hat an Weigert-Präparaten der menschlichen Netzhaut auch Nervenfasern gesehen, „die aus der Nervenfaserlage durch die Schicht des Ganglion nervi optici und im Bogen durch die innere retikuläre Substanz, das Ganglion retinae und die äussere retikuläre Substanz bis in die Schicht der Sehepithelien treten, ohne irgend einem zelligen Elemente sich verbunden zu haben."

oder Fortsätze entsenden. Damit wird zugleich wahrscheinlich gemacht, dass sie wohl auch zur Isolation der nicht zusammengehörigen Netzhautelemente dienen.

Ihre Füsse, die an der Membrana limitans interna zusammenstossen, bilden von der Fläche gesehen ein Mosaik von rundlichen oder polygonalen kleinen Feldern, deren Grenzlinien bei Golgipräparaten manchmal durch Niederschläge gefärbt werden. Dasselbe Bild kann man aber auch durch Behandlung mit Argentum nitricum allein nach der bekannten Methode bekommen.

Zur Entwickelungsgeschichte dieser Zellen will ich noch bemerken, dass sie sich ziemlich leicht bei jungen Säugetierembryonen färben lassen; sie erscheinen dann als lange, leicht geschlängelte Fasern, ohne seitliche Fortsätze; ihr Kern liegt an irgend einer Stelle ihres Verlaufes in ganz verschiedener Höhe.

Neurogliazellen, wie sie vom Centralnervensystem her bekannt sind, finden sich in der Nervenfaser- und inneren Ganglienzellenschicht der Netzhaut ziemlich häufig. Sie sind auch nur nach der Golgi'schen Methode darzustellen. Sie haben die Gestalt von Spinnenzellen und senden ihre feinen Fortsätze mitunter auch in die innere retikuläre Substanz (Taf. XXV, Fig. 1 *y*).

Am meisten sind sie in der Nähe des Sehnerveneintritts zu finden.

Auch im Sehnerven selber habe ich sie in ihrem Verlauf vom Chiasma bis zum Eintritt auf dem ganzen Querschnitt sehen können.

Im Gegensatz zu Dogiel (13) muss ich noch betonen, dass ihre Fasern dort nicht nur im Bereich eines Bündels von Nervenfasern zu finden sind, sondern dass sie, wie ich das schon früher beschrieben habe (23), von einem Bündel in ein anderes eintreten. Mitunter kann man an den Enden der Ausläufer kleine Anschwellungen in Gestalt von Knöpfchen nachweisen.

Physiologische Erklärungen

für die Perception des Lichtes und die Funktion der einzelnen hier beschriebenen Elemente zu geben, scheint noch etwas verfrüht zu sein, vor allen Dingen deswegen, weil wir über die physiologischen Deutungen der neuen Thatsachen, die in dem Centralorgane netdeckt sind, noch zu wenig unterrichtet worden sind. Es ist aber doch wünschenswert, dass man sich eine, wenn auch zunächst lückenhafte Vorstellung der Funktion der einzelnen Elemente macht, schon deshalb, um mit Sicherheit die besonders schwierigen Punkte zu erkennen.

Zunächst ist die Thatsache für die Physiologie von Bedeutung und muss besonders beachtet werden, dass wir drei verschiedene Hauptschichten in der Netzhaut haben, die auch in dem beigegebenen Schema (Taf. XXV, Fig. 1) durch die verschiedenen Farben hervorgehoben sind: die Schicht der Sehepithelien, die zur ersten Aufnahme des Lichtreizes dienen, die der äusseren Ganglienzellen, die gewiss zum grössten Teil die Weiterleitung zu den inneren Ganglienzellen besorgen, durch die der Reiz dem Gehirn zugeführt wird.

Bei dieser Aufzählung der drei wichtigen Schichten, wurde auch angedeutet, wie man sich die Fortleitung des Lichtreizes von den Sehepithelien aus denken muss. An dieser Hypothese haben natürlich auch die neueren Untersuchungen nichts Wesentliches zu ändern, es kommen nur noch einige neue Punkte hinzu, die einerseits ältere Annahmen noch besser illustrieren, anderseits aber auch neue Schwierigkeiten schaffen, und beweisen, dass man sich bisher die Fortleitung doch noch zu einfach vorgestellt hatte.

Zunächst tritt folgende Thatsache dadurch, dass wir über die Ausdehnungen der Zellausläufer mehr erfahren haben, mit grosser Deutlichkeit hervor.

Bei dem successiven Grösserwerden der Endausbreitungen

der zur Leitung offenbar dienenden Elemente ist es notwendig, dass die mehr nach innen gelegenen Zellen den Reiz mehrerer anderer, die in den äusseren Schichten der Netzhaut liegen, aufnehmen müssen; so nehmen also die Bipolaren im allgemeinen den Reiz mehrerer Sehepithelien, die inneren Ganglienzellen den Reiz, der durch mehrere Bipolaren geleitet wird, auf. Diese Thatsache hebt auch Ramón y Cajal besonders hervor und folgert daraus, que l'impression lumineuse se concentre de plus en plus à mesure qu'elle traverse la rétine.

Besondere Schwierigkeiten sind nun durch die neuerdings in der mikroskopischen Anatomie der Netzhaut entdeckten Thatsachen für die physiologische Erklärung der Fortleitung des Lichtes in folgenden Umständen erwachsen: erstens, wie hat man sich die Leitung von Zelle auf Zelle zu denken und zweitens, wie ist die Funktion der horizontalen und der pararetikulären Zellen, die sich nicht ohne weiteres in den eben erwähnten Leitungsweg einschalten lassen, zu erklären.

Was die zuerst erwähnte Frage betrifft, so sind wir gewohnt, die nervöse Leitung mit der der elektrischen Ströme zu vergleichen. Mit welchem Rechte bleibe dahingestellt. Da nun eine direkte organische Verbindung von Zellen im grossen und ganzen nicht statt hat, so könnte man trotzdem das Zustandekommen einer Leitung erklären, wenn man eine Berührung der verschiedenen Zellausläufer annimmt, ebenso wie man in der Physik durch Berühren zweier sonst isolierter Drähte einen elektrischen Strom leiten kann.

Für die Physiologie wäre demgemäss die Frage nach der Existenz von Anastomosen von keiner grossen Bedeutung. Nimmt man aber an, dass auf diese Weise die nervösen Elemente des Centralnervensystems (und auch die percipierenden peripherischen Elemente einerseits und die nervösen Fasern andererseits) keine Beziehung zu einander haben, dann kann eine Leitung nur zu stande kommen, wenn zwischen die in Frage kommenden Endi-

gungen eine dritte leitende Substanz eingeschaltet ist, die dann dieselbe Rolle spielt wie z. B. die Klemmschrauben oder das Quecksilber in der Physik, Hilfsmittel, die ja so oft zur Herstellung einer Leitung benutzt werden. Mit derartigen Eigenschaften müsste dann etwa eine Grundsubstanz zwischen zwei Enden von Zellfortsätzen, die den Reiz fortzupflanzen haben, ausgerüstet sein. Ob dieselbe experimentell nachzuweisen ist, wäre eine Frage, die die Physiologen zu beantworten hätten.

Vielleicht könnte man dann dem sogenannten Stützgewebe die Aufgabe zuerkennen für die Isolation der leitenden Teile zu sorgen.

Mit einer von diesen Möglichkeiten wäre die Schwierigkeit, wie man sich ohne organischen Zusammenhang von Zellen und Fasern die Fortleitung zu denken hat, erklärt.

Es fragt sich nun, was spielen die horizontalen und pararetikulären Zellen für eine Rolle.

Die horizontalen Zellen als Stützzellen aufzufassen, wie es frühere Beobachter (H. Müller, Schiefferdecker etc.) gethan haben, muss jetzt, nachdem ihre nervöse Natur durch ihren Besitz eines Hauptfortsatzes unbedingt nachgewiesen ist, aufgegeben werden. Ihre Lage an der äusseren retikulären Schicht und ihre weite horizontale Ausdehnung scheint sie zu befähigen, den Reiz entfernt liegender Gruppen der Sehepithelien aufzunehmen und vielleicht auch fortzuleiten. Sie könnten also dazu dienen, einen Lichteindruck, der grosse Netzhautpartien trifft, als diffusen Lichtschein aufzunehmen, ohne ihn bestimmt zu lokalisieren. Cajal sagt über sie in seinem Resumé der letzten Arbeit: on peut supposer qu'elles servent à mettre en rapport certains groupes de bâtonnets avec certains autres groupes qui siègent à une distance plus ou moins considérable. Elles peuvent avoir, en outre, une activité fonctionelle propre, actuellement inconnue.

Er sagt also über ihre physiologische Bedeutung so gut wie nichts.

Wenn man bei diesen Zellen sich wenigstens ungefähr eine Vorstellung ihrer Wirkungsweise machen kann, so ist dies fast unmöglich bei den pararetikulären Zellen. Dass sie zur Bildung eines Neurospongiums dienen sollen, daran glaubt heutzutage kein Mensch mehr. Ihrem ganzen Verhalten nach müssen auch sie zweifellos für nervös angesehen werden. Ramón y Cajal, der diese Schwierigkeiten, ihre Funktion zu erklären, keineswegs unterschätzt, zieht zu ihrer Deutung die in der Retina frei endigenden Optikusfasern heran. Er sagt: on peut affirmer seulement, qu'elles doivent exercer quelque action sur les panaches des cellules ganglionaires et peut-être sur ceux des cellules bipolaires. Cette action pourrait prendre naissance dans les centres nerveux et se communiquer aux corps des cellules amacrines[1]) au moyen des ramifications terminales des fibres centrifuges.

Es müssten also die centrifugalen Fasern vom Gehirn einen Willensimpuls den Körpern der pararetikulären Zellen übermitteln, damit ihre Fortsätze eine Beziehung zwischen den absteigenden Fortsätzen der Bipolaren und den aufsteigenden der inneren Ganglienzellen bewerkstelligen. Welcher Art diese Beziehung ist, sagt der spanische Forscher nicht. Vor allen Dingen ist bei dieser Erklärung aber die Annahme auffallend, dass die freiendigenden Nervenfasern, die übrigens noch nicht einmal überall nachgewiesen sind, centrifugal sein sollen.

Wir kennen doch bis jetzt nur motorische und sekretorische Fasern als centrifugale, und von einer derartigen Funktion könnte man sich in der Retina schwer eine Vorstellung machen. Weit natürlicher scheint es doch, wie auch Merkel will, sie als sensible, also centripetale Fasern zu deuten, wenigstens so lange, bis wir eine ausreichende und befriedigende andere Erklärung gefunden haben.

---

1) Die pararetikulären Zellen (*m*).

Die pararetikulären Zellen, die jedenfalls nur eine lokale Bedeutung haben, scheinen der Anordnung ihrer Fortsätze nach wohl eine Beziehung zu den in der retikulären Substanz endigenden Zellausläufern zu haben. Welcher Art aber diese Beziehung ist, darüber lässt sich zur Zeit weder in der Retina noch in den Centralorganen, wo ähnliche Zellen vorkommen, etwas bestimmtes aussagen.

Aus den zuletzt ausgeführten Vermutungen und Thatsachen kann man ersehen, welche grosse Rolle in der Anatomie der Netzhaut die beiden (hauptsächlich aber die innere) retikulären Substanzen, wo also die leitenden und aufnehmenden Elemente in Beziehung treten, spielen; auf ihre weitere Untersuchung werden sich auch fernerhin die anatomischen und physiologischen Untersuchungen zu richten haben.

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Chef Herrn Professor Dr. Merkel für die ausserordentlich liebenswürdige Unterstützung, die er mir bei der Anfertigung dieser Arbeit jederzeit bereitwilligst zu Teil werden liess, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Figuren-Erklärung.

Tafel XXV, XXVI.

Fig. 1. Schema des Baues der Retina der Säugetiere und des Menschen. (Benutzt sind bei dieser Zusammenstellung die Angaben und Abbildungen Schultzes, Schwalbes, Merkels und eigene Präparate.)

I. Pigmentschicht.
II. Stäbchen und Zapfenschicht.
III. Membrana limitans ext.
IV. Körnerschicht.
V. Äussere retikuläre Schicht.
VI. Äussere gangliöse Schicht.
VII. Innere retikuläre Schicht.
VIII. Innere gangliöse Schicht.
IX. Sehnervenfaserschicht.

a Stäbchenzelle.
b Zapfenzelle.
c—*h* verschiedene Arten der bipolaren Zellen.
i Horizontale Zelle mit absteigendem Fortsatz.
k Horizontale Zelle ohne absteigenden Fortsatz.
l—*q* Verschiedene Arten der pararetikulären Zellen.
r—*w* Verschiedene Arten der inneren Ganglienzellen.
x Müllersche Stützzelle.
y Neurogliazellen.
z Pigmentzellen.

Fig. 2. Innere Ganglienzelle von einem Flächenpräparat der Netzhaut des Pferdes. Der variköse Nervenfaserfortsatz entspringt von einem Dendrit.

Die Figur ist mit der Camera lucida und Zeiss-Apochromat. Obj. 16 mm Brennweite, Okular 12 Tubuslänge 16 gezeichnet und dann auf den dritten Teil ihrer Grösse verkleinert.

Fig. 3. Pararetikuläre Zellen aus einem Flächenpräparat der Netzhaut des Pferdes. Keine Anastomosen zwischen den Zellen.

Fig. 4. Pararetikuläre Zelle aus einem Flächenpräparat der Netzhaut des Pferdes. Ihre Fortsätze verlaufen nur in einer Lage der inneren retikulären Schicht. Vergleiche Taf. XXVII, Fig. 22.

Fig. 3 u. 4 sind bei der oben angegebenen Vergrösserung gezeichnet, dann aber nur auf die Hälfte verkleinert.

Fig. 5. Horizontale Zelle aus einem Flächenpräparat der Netzhaut des Schweines. Der Hauptfortsatz ist nicht zu sehen. Im Zelleibe einzelne dunklere Stellen. Gezeichnet bei Zeiss Apochrom. Obj. Brennweite 3 mm, Okular 4, Tubuslänge 16. Die Vergrösserung ist also ungefähr dreimal so stark wie bei den Figuren 3 u. 4.

Fig. 6. Horizontale Zellen aus einem Flächenpräparat der Netzhaut des Pferdes.

a Hauptfortsätze, die nur zum kleinsten Teil ihres Verlaufes gezeichnet sind.

Fig. 7. Ast einer horizontalen Zelle mit einer Endausbreitung aus einem Flächenpräparat der Netzhaut des Pferdes.

Grösse von Fig. 6 u. 7 wie Fig. 3 u. 4.

Fig. 2—7 entstammen Methylenblaupräparaten.

Tafel XXVII, XXVIII.

Fig. 1. Bipolare Zellen von der Fläche. Übergänge von Fasern einer Zelle in die der benachbarten.

Fig. 2—15. Verschiedene Bipolaren.

Fig. 2, 4—13. Absteigender Fortsatz entspringt gemeinsam mit allen oder einem Teil der aufsteigenden.

Fig. 3. Aus dem Zellleib entspringt seitlich ein aufsteigender Fortsatz.

Fig. 14 u. 15. Bipolare Zellen der zweiten Art (siehe Text) deren absteigender Fortsatz sich sofort (14) oder bald nach Verlassen der Zelle (15) in seine Endverzweigungen auflösst.

Fig. 16. Bipolare Zelle der ersten Art; Zusammenhang mit einem Stäbchen.

Fig. 17. Verschiedene Arten von pararetikulären Zellen, die in einer bestimmten Lage der inneren retikulären Schicht die Ausbreitung ihrer Fortsätze haben. (Zusammengestellt aus verschiedenen Präparaten.)

Fig. 18. Pararetikuläre Zelle, die einige Fortsätze zur äusseren ganglиösen Schicht sendet.

Fig. 19. 20. Verästelung pararetikulärer Zellen in der inneren retikulären Schicht. Auch hierbei ist eine deutliche Streifung dieser Schicht zu sehen.

Fig. 1—20 sind gezeichnet nach Golgipräparaten von der Netzhaut des Rindes bei Zeiss Apochromat: Obj. 16 mm Brennweite. Okular 12. Tubuslänge 16, mit Hilfe der Camera lucida.

Fig. 21. Pararetikuläre Zelle aus einem Flächenschnitt der Netzhaut des Rindes.

Fig. 22. Pararetikuläre Zelle aus einem Flächenpräparat der Netzhaut des Rindes. Ihre Fortsätze verlaufen nur in einer Lage der inneren retikulären Schicht vergl. Taf. XXV, Fig. 4.

Fig. 23 a u. b. Zwei parareticuläre Zellen von einem Flächenpräparat der Netzhaut des Ochsen. Ihre Fortsätze gehen wesentlich nach zwei Richtungen. In Fig. *b* ist nur eine lange Faser zu sehen, in deren Mitte die Zelle liegt.

Fig. 21—23 sind auch bei der eben angegebenen Vergrösserung gezeichnet, dann aber auf die Hälfte verkleinert.

Fig. 24. 25. Zwei innere Ganglienzellen nach einem Dickendurchschnitt der Netzhaut des Ochsen. Die Zelle in Fig. 24 entsendet einen Fortsatz in die äussere gangliöse Schicht.

Fig. 26. Horizontale Zelle aus einem Flächenpräparat der Netzhaut des Ochsen. Bei *a* der Hauptfortsatz.

Fig. 27. Horizontale Zelle aus der Netzhaut des Ochsen von der Fläche Bei *a* der Hauptfortsatz, der nur teilweise gefärbt ist.

Vergrösserung der Figuren 24—27 wie in Fig. 1—20.

Sämtliche Figuren dieser Tafel sind nach Golgipräparaten der Netzhaut des Rindes gezeichnet.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Apáthy, St., Erfahrungen in der Behandlung des Nervensystems für histologische Zwecke. I. Mitteilung: Methylenblau. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie. Band IX. 1892.

2. — Nachträge zu meinem Artikel über Methylenblaufärbung. ibid.

3. Baquis, E., La Retina della Faina. Anatomischer Anzeiger. Fünfter Jahrgang 1890.

4. Blessig, De retinae textura disquisitiones microscopicae. Dissertat. Dorpat 1855.

5. Borysiekiewicz, M., Untersuchungen über den feineren Bau der Netzhaut. Aus dem Institute für allgemeine und experimentelle Pathologie in Wien. 1887.

6. Ramón y Cajal, S., Estructura de la retina de las aves. Revista trim. de Histologia normal etc. Nr. 1 y 2. Mayo y Agosto de 1888.

7. — Sur la morphologie et les connexiones des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anzeiger, 4. Jahrgang 1889.

8. — Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso III. — La retina de los batracios y reptiles. Agosto 1891.

9. — Notas preventivas sobre la retina y gran sempatico de los mamiferos. Barcelona, 10. Dec. 1891.

10. — La retina de los Teleósteos y alcunas observaciones sobre la de los vertebrados superiores. Madrid 1892.

11. — Nuevo concepto de la Histologia de los centros nerviosos. Conferencias pronunciados en la Academia etc. de Cataluña. Revista de Ciencas Medicas de Barcelona Nr. 16, 20, 22, 23, 1892. Tomo XVIII.

12. — La rétine des vertébrés. La Cellule. Tome IX. I. Fascicule. Lierre et Louvain 1893.

13. Dogiel, A., Über die nervösen Elemente in der Netzhaut des Menschen. 1. Mitteilung. Archiv f. mikrosk. Anat. Band 38. 2. Mitteilung. Archiv f. mikrosk. Anat. Band 40. 1892.

14. — Über die Retina des Menschen. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Band I. 1884.

15. — Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältnis ihres Achsencylinder(Nerven-)fortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen (Dendriten). Arch. f. mikr. Anatomie. Band 41. 1893.

16. Dogiel, A., Neuroglia der Retina des Menschen. Archiv f. mikroskop. Anat. Band 41. 1893.

16a. — Zur Frage über das Verhalten der Nervenzellen zu einander. Archiv für Anatomie und Physiologie von His u. Du Bois-Reymond 1893. Anat. Abteil., 5. u. 6. Heft.

17. van Gehuchten, A., Contributions à l'étude de la muqueuse olfactive chez les mammifères. La Cellule. Tome VI. II. Fascicule 1890.

18. Golgi, C., Referat über das Nervensystem. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet. Band II. 1892.

19. Golgi C. e N. Manfredi, Annotazioni istologiche sulla retina del cavallo. Giornale della r. accademia di Torino. Anno XXXV. 1872.

20. Heinemann, Bemerkungen über den bindegewebigen Stützapparat in der Netzhaut des Vogelauges. Virchow's Archiv. Band XXX. 1860.

21. Henle und Merkel, Über die sogenannte Bindesubstanz der Centralorgane des Nervensystems. Zeitschrift für rationelle Medizin von Henle und v. Pfeuffer. 3. Reihe. XXXIV. Band. Heft I. 1869.

22. Kallius, E., Ein einfaches Verfahren, um Golgi'sche Präparate für die Dauer zu fixieren. Anat. Hefte. Band II. Heft 2.

23. — Über Neurogliazellen in peripherischen Nerven. Nachrichten von der königl. Gesellschaft der Wissenschaften und der Georgs-August-Universität vom Jahre 1892.

24. v. Kölliker A., Structure et usages de la rétine. Thèse pour le concours. Paris 1873.

25. — Handbuch der Gewebelehre. 5. Aufl. Leipzig 1867.

26. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. II. Band. 1. Hälfte.

27. Krause, W., Die Membrana fenestrata der Netzhaut. 1878.

28. Kuhnt, Histologische Studien an der menschlichen Netzhaut. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. 24. Band. Neue Folge, 17. Bd. Jena 1890.

29. Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien.

30. Manz, Über den Bau der Retina des Frosches. Zeitschrift für rationelle Medizin von Henle und v. Pfeuffer. 3. Reihe. Band X. 1861.

31. Merkel, Fr., Über die Macula lutea des Menschen und die Ora serrata einiger Wirbeltiere. Inaug.-Diss. Erlangen 1869.

32. — Über die menschliche Retina. Albr. v. Graefes Archiv f. Ophthalmologie. 22. Jahrgang. Berlin 1867.

33. — Die menschliche Retina. Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde. XV. Jahrgang. 1877.

34. Müller, H., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina bei Menschen und Wirbeltieren. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band VIII. 1857.

35. — Über sternförmige Zellen in der Netzhaut. Verhandl. der phys.-mediz. Gesellschaft zu Würzburg 1851. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie III. 1851.

36. Müller, W., Über Stammesentwickelung des Sehorganes der Wirbeltiere. Leipzig 1874.

37. Niemack, S., Maculae und Cristae acusticae mit Ehrlichs Methylenblaumethode. Anatomische Hefte. 1. Abteil., V. Heft.

38. Pacini, Nuove ricerche sulla tissitura intima della retina. Bologna 1845.

39. Retzius, G., Bidrag till kännedomen om de inre lagren i ögats näthinna. Nordiski medicinskt arkiv. Band III. Nr. 4. 1871.

40. — Nachtrag zu den Beiträgen zur Kenntnis der inneren Schichten der Netzhaut des Auges. Biologische Untersuchungen. Jahrgang 1881.

41. — Über die neuen Prinzipien in der Lehre von den Einrichtungen des sensiblen Nervensystems. Biol. Untersuchungen. Neue Folge IV. 1892.

42. Rivolta, Delle cellule multipolare che formano lo strato intergranuloso e intermedio nella retina del cavallo. Giorndi anat. fisiol. e patolog. degli animali. Anno III. 1871.

43. Schwalbe, G., Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Er langen 1887.

44. — Die Retina. Handbuch der gesamten Augenheilkunde von Graefe und Saemisch. I. Bd., I. Teil. Leipzig 1871.

45. Schiefferdecker, P., Studien zur vergleichenden Histologie der Retina. Archiv f. mikrosk. Anatomie Band XXVIII.

46. Schultze, Max, Observationes de retinae structura penitiori. Bonn 1859.

47. — Die Retina. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere. II. Band 1872.

48. Tartuferi, F., Sull' anatomia della retina. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Phys. Band IV. 1887.

49. Vintschgau, Ricerche sulla struttura microscopica della Retina dell' Uomo, degli Animali vertebrati e dei Cephalopodi. Sitzungsberichte der Wiener Akademie Band XI.

50. Wagner, Sitzungsberichte der Marburger naturforschenden Gesellschaft 1868.

51. Waldeyer, Über einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. Deutsche medizinische Wochenschrift 1891.